ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92

4

АПРЕЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА”
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. В. Гусихина*, *Т. С. Павлова* и *Ф. Я. Петрова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 3: 26.03.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 27.03.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.7. Уч.-изд. л. 15.7. Тираж 411 экз. Тип. зак. № 1090. С 48

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука». 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2007 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2007 г.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.2/.3 (581.93-524.442)

© Н. В. Селезнева

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АЛЬГОФЛОРЫ ВОДОЕМОВ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ РУССКОЙ РАВНИНЫ

N. V. SELEZNEVA. COMPARATIVE ANALYSIS OF ALGAL FLORA OF RESERVOIRS IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF RUSSIAN PLAIN

Белгородский государственный университет, кафедра ботаники
308015 Белгород, ул. Победы, 85
E-mail: nsel@bsu.edu.ru
Поступила 19.02.2004
Окончательный вариант получен 09.10.2006

По результатам исследования альгофлоры водоемов Средне-Русской провинции (лесостепная зона Русской равнины) проанализирована степень флористического сходства разнотипных водоемов с использованием коэффициента Стугрена—Радулеску, а также степень сходства систематической структуры их альгофлор для 10 ведущих порядков, семейств и родов с использованием коэффициента ранговой корреляции Кендэла. Установлено, что наибольшим своеобразием отличается систематическая структура естественных водоемов замедленного стока.

Ключевые слова: альгофлора, разнотипные водоемы, сравнительная флористика, Русская равнина, лесостепная зона.

Методы сравнительной флористики, разработанные для высших растений (De Candolle, 1855; Терентьев, 1960; Выханду, 1964; Юрцев, 1968; Толмачев, 1974; Шеляг-Сосонко, 1980; Шмидт, 1980, 1984; Миркин и др., 1989, и др.), все шире используются и в альгологических работах. Достаточно информативным в альгофлористике является такой показатель, как систематическая структура флор. Он был использован многими авторами при изучении отдельных групп водорослей (Асаул-Ветрова, 1978; Паламарь-Мордвинцева, 1978, 1982а; Ветрова, 1980; Догадина, 1986; Бухтиярова, 1992; Хисориев, 1997; и др.), почвенных водорослей (Новичкова-Иванова, 1980; Кузяхметов, 2000; и др.), альгофлор типологически сравнимых водоемов одной системы (Сафонова, Ермолаев, 1983) и разнотипных водоемов отдельных территорий (Горбулин, 1998).

В настоящей работе проведен сравнительный анализ альгофлор водоемов различной типологии, расположенных на территории одного физико-географического района в лесостепной зоне Русской равнины.

Материалы и методы

Изучение альгофлоры разнотипных водоемов Средне-Русской провинции (лесостепная зона Русской равнины) проведено в период 1996—1999 гг.

Территория провинции расположена на стыке 9 областей: Сумской и Харьковской (Украина); Белгородской, Воронежской, Курской, Липецкой, Орловской, Рязанской и Тульской (Россия). Провинция охватывает водоразделы Днепровского, Донского и Окского бассейнов (Физико-географическое.., 1968; Харьковская область, 1993).

В ходе выполнения работы было обследовано 43 водоема, в том числе 7 рек, 4 водохранилища, 7 прудов различного целевого назначения, 24 естественных водоема замедленного стока (далее ЕВЗС), среди которых 8 низинных пойменных болот, 7 стариц, 9 эфемерных водоемов. Общее число обработанных проб — 902; из них лично автором было собрано 746 проб, 156 — сборы других коллекторов.

Методики сбора и обработки материалов являются общепринятыми (Водоросли, 1989). При определении видов и составлении систематического списка использовали руководства по соответствующим группам (Асаул, 1975; Голлербах и др., 1953; Голлербах и др., 1983; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Забелина и др., 1951; Коршиков, 1953; Матвієнко, Литвиненко, 1977; Матвієнко, Догадіна, 1978; Мошкова и др., 1986; Паламарь-Мордвинцева, 1982б; Starmach, 1985). Для *Chlorophyta* использована система, принятая в «Жизни растений» (Жизнь растений, т. 3, 1977). При анализе флоры подсчет производился исходя из числа видов и внутривидовых таксонов, учитывая те, которые содержат номенклатурный тип вида.

Для анализа сходства флоры водорослей разнотипных водоемов применили коэффициент Стугрена—Радулеску, учитывающий как сходство, так и различие (дискриминацию) флор. Коэффициент рассчитывался по формуле

$$\rho_{sr} = \frac{X + Y - Z}{X + Y + Z},$$

где X — число видов, встречающихся в первой флоре, но отсутствующих во второй; Y — число видов, встречающихся во второй флоре, но отсутствующих в первой; Z — число видов, встречающихся в обеих флорах.

В качестве показателя систематического разнообразия использовали пропорции флоры: среднее число видов в семействе (в/с), среднее число родов в семействе (р/с), среднее число видов в роде (в/р). Пропорции флоры, являясь простыми отношениями, коррелируют с показателями флористического богатства (Мельник, 1977; Шмидт, 1984).

Для анализа сходства систематической структуры флоры водорослей разнотипных водоемов Средне-Русской провинции применяли коэффициент ранговой корреляции Кендэла (Кендэл, 1975; Шмидт, 1980, 1984) с последующим использованием метода максимального корреляционного пути (Выханду, 1964) и объединением этого метода с методом корреляционных плеяд П. В. Терентьева (1960). Коэффициент Кендэла рассчитывался по формуле

$$\tau = \frac{2s}{n(n-1)},$$

где s — сумма рангов, n — число пар сравниваемых рангов.

Результаты и обсуждение

По литературным и оригинальным данным по альгофлоре разнотипных водоемов Средне-Русской провинции составлен систематический список водорослей, включающий 3161 вид и внутривидовой таксон. По литературным данным известно 3058 видов и внутривидовых таксонов, оригинальными исследованиями

ТАБЛИЦА 1

Таксономический спектр альгофлоры водоемов Средне-Русской провинции

Отдел	Число видов (вместе с внутривидовыми таксонами)					
	литературные данные		оригинальные данные		всего известно	
	абс. число	доля, %	абс. число	доля, %	абс. число	доля, %
Cyanophyta	214 (270)	8.83	104 (130)	11.94	229 (293)	9.27
Dinophyta	66 (72)	2.35	18 (18)	1.65	67 (73)	2.31
Cryptophyta	33 (34)	1.11	10 (10)	0.92	33 (34)	1.07
Raphidophyta	4 (4)	0.13	—	—	4 (4)	0.13
Chrysophyta	152 (161)	5.26	13 (14)	1.29	152 (161)	5.09
Xanthophyta	297 (276)	9.03	70 (73)	6.70	270 (279)	8.83
Bacillariophyta	408 (715)	23.38	205 (371)	34.07	415 (744)	23.54
Euglenophyta	274 (350)	11.45	96 (139)	12.76	284 (371)	11.74
Chlorophyta	968 (1163)	38.03	285 (334)	30.67	988 (1189)	37.61
Charophyta	13 (13)	0.43	—	—	13 (13)	0.41
Итого	2399 (3058)	100	801 (1089)	100	2455 (3161)	100

Примечание. При анализе флоры подсчет производился исходя из числа видов и внутривидовых таксонов, учитывая те, которые содержат номенклатурный тип вида.

выявлено 1089 видов и внутривидовых таксонов, из них новыми для Средне-Русской провинции являются 103. Лидирующее место по числу видов занимают отделы *Chlorophyta* — 988 видов (1189 вместе с внутривидовыми таксонами), *Bacillariophyta* — 415 (744), *Euglenophyta* 284 (371) и *Cyanophyta* — 229 (293) (табл. 1). Менее существенный вклад во флору водорослей изучаемого региона вносят *Xanthophyta* — 270 (279) и *Chrysophyta* — 152 (161), что вместе составляет 13.92 % от общего числа видов. Другие отделы представлены значительно меньшим числом видов, их общий вклад — 3.92 %.

К группе показателей систематического разнообразия относятся «пропорции флоры» (среднее число родов в семействе, среднее число видов в семействе, среднее число видов и внутривидовых таксонов в семействе), родовая насыщенность видовыми и внутривидовыми таксонами (Толмачев, 1974), а также родовой коэффициент — среднее число видов в роде. По мнению В. М. Шмидта (1980, 1984), богатые флоры отличаются повышенными значениями этих показателей. Кроме того, родовой коэффициент рассматривается как наиболее независимый от площади показатель систематического разнообразия (Шмидт, 1984).

Для флоры водорослей Средне-Русской провинции получены высокие значения общего родового коэффициента — 5.4 (табл. 2), что свидетельствует о ее богатстве. Такое заключение подтверждается сравнением с родовыми коэффициентами ряда других флор. Например, для системы оз. Чаны (лесостепная зона Западной Сибири) родовой коэффициент составил 2.8 (Сафонова, Ермолаев, 1983), для водоемов Якутии — 3.8 (Васильева, 1989), для водоемов Лазовского заповедника (Приморский край) — 4.1 (Догадина, Кухаренко, 1990), для водоемов Баргузинского заповедника (Байкальский регион) — 4.4 (Бочка, 1995). Наиболее близкие значения родового коэффициента получены для озер Большеземельной тундры (республика Коми) — 5.3 (Флора и фауна водоемов.., 1978), разнотипных водоемов Харьковской обл. — 5.3 (Горбулин, 1998) и водоемов Словакии — 5.4 (Lhotský, 1974).

Сравнение значений родового коэффициента по отделам показывает, что наибольшим видовым богатством в изученных водоемах характеризуются роды *Euglenophyta* (родовой коэффициент 12.3), *Bacillariophyta* (8.8) и *Cryptophyta* (8.3). Ме-

ТАБЛИЦА 2

Пропорции флоры и родовая насыщенность альгофлоры водоемов Средне-Русской провинции

Отдел	Число						Пропорции флоры (р/с : в/с : ввт/с)	Родовая насыщенность таксонами	
	классов	порядков	семейств (с)	родов (р)	видов (в)	видов и внутривидовых таксонов (ввт)		видовыми (р/в)	видовыми и внутривидовыми (р/ввт)
Cyanophyta	3	6	20	45	229	293	1 : 2.3 : 11.5 : 14.7	1 : 5.1	1 : 6.5
Dinophyta	1	3	3	13	67	73	1 : 4.3 : 22.3 : 24.3	1 : 5.2	1 : 5.6
Cryptophyta	1	1	2	4	33	34	1 : 2.0 : 16.5 : 17.0	1 : 8.3	1 : 8.5
Raphidophyta	1	1	1	2	4	4	1 : 20 : 4.0 : 4.0	1 : 2.0	1 : 2.0
Chrysophyta	3	5	14	34	152	161	1 : 2.4 : 10.9 : 11.5	1 : 4.5	1 : 4.7
Xanthophyta	1	10	17	73	270	279	1 : 4.3 : 15.9 : 16.4	1 : 3.7	1 : 3.8
Bacillariophyta	2	5	20	47	415	744	1 : 2.3 : 20.75 : 37.2	1 : 8.8	1 : 15.8
Euglenophyta	1	2	5	23	284	371	1 : 4.6 : 56.8 : 74.2	1 : 12.3	1 : 16.1
Chlorophyta	4	16	50	212	988	1189	1 : 4.2 : 19.8 : 23.8	1 : 4.7	1 : 5.6
Charophyta	1	1	3	4	13	13	1 : 1.3 : 4.3 : 4.3	1 : 3.3	1 : 3.3
Итого	18	50	135	457	2455	3161	1 : 3.4 : 18.2 : 23.4	1 : 5.4	1 : 6.9

нее разнообразны в видовом отношении роды *Dinophyta* (5.2) и *Cyanophyta* (5.1). Зеленые водоросли занимают 6-е место по значению родового коэффициента — 4.7, несмотря на свое лидирующее положение по общему числу видов. Это объясняется наличием большого числа маловидовых родов (из 212 родов 115 содержат по 1—2 вида). Поскольку эвгленовые характерны для слабопроточных, мелких, хорошо прогреваемых водоемов повышенной эвтрофности, ведущее положение *Euglenophyta* в показателях флористического разнообразия может свидетельствовать о высокой эвтрофности изученных водоемов.

В табл. 3 показан спектр ведущих таксонов различного ранга, входящих в альгофлору Средне-Русской провинции. На уровне порядков первое место с большим

ТАБЛИЦА 3

Ведущие таксоны в альгофлоре водоемов Средне-Русской провинции

Ранговое место	Порядки	Число видов и внутривидовых таксонов	Доля во флоре, %
1	*Raphales*	624	19.74
2	*Desmidiales*	443	14.02
3	*Chlorococcales*	342	10.82
4	*Euglenales*	337	10.66
5	*Mischococcales*	178	5.63
6	*Chlamydomonadales*	144	4.56
7	*Oscillatoriales*	112	3.54
8	*Ochromonadales*	100	3.16
9	*Nostocales*	91	2.88
10	*Chroococcales*	75	2.37
	Итого	2446	77.38

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ранговое место	Семейства	Число видов и внутривидовых таксонов	Доля во флоре, %
1	*Desmidiaceae*	345	10.91
2	*Euglenaceae*	326	10.31
3	*Naviculaceae*	281	8.90
4	*Chlamydomonadaceae*	126	3.99
5	*Coelastraceae*	116	3.67
6	*Oscillatoriaceae*	109	3.45
7	*Nitzschiaceae*	94	2.97
8	*Closteriaceae*	93	2.94
9	*Pleurochloridaceae*	81	2.56
10	*Characiopsidaceae*	67	2.12
	Итого	1638	51.82

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ранговое место	Роды	Число видов и внутривидовых таксонов	Доля во флоре, %
1	*Cosmarium*	134	4.24
2	*Trachelomonas*	133	4.21
3	*Navicula*	125	3.95
4	*Closterium*	93	2.94
5	*Chlamydomonas*	82	2.59
6	*Nitzschia*	81	2.56
7	*Pinnularia*	73	2.31
8	*Scenedesmus*	71	2.25
9	*Phacus*	69	2.18
10	*Staurastrum*	64	2.03
	Итого	925	29.26

преимуществом занимает *Raphales*, второе — *Desmidiales*, за ними следуют *Chlorococcales* и *Euglenales*, принимая практически равное участие во флоре. Порядки *Mischococcales*, *Chlamydomonadales*, *Oscillatoriales* и *Ochromonadales* образуют следующую группу с вкладом от 3.16 до 5.63 %. Участие во флоре остальных порядков незначительно. Важно отметить необычно высокое ранговое место порядков *Mischococcales*, *Chlamydomonadales* и *Ochromonadales*, связанное, помимо других причин, с тем, что их систематическая структура изучена наиболее полно, поскольку они были монографически обработаны, в основном на материалах из водоемов Харьковской обл.

Как известно, доля ведущих семейств, составляющих основу флоры, колеблется в пределах 50—60 % (Толмачев, 1974). В состав 10 ведущих входят семейства из 5 отделов, при этом зеленые водоросли занимают максимальное число ранговых мест — 4, 3 из которых располагаются в головной части спектра. По участию в формировании видового многообразия флоры ведущие семейства можно разбить на следующие группы. Первые 3 ранговых места занимают *Desmidiaceae*, *Euglenaceae* и *Naviculaceae*, принимая примерно одинаковое участие в формировании флоры — 10.91, 10.31 и 8.90 % соответственно. Следующие 5 семейств — 3 из зеленых, по 1 из синезеленых и диатомовых водорослей составляют около 3—4 % во флоре каждое. Представители *Xanthophyta* принимают минимальное участие во флоре, несмотря на положение порядка *Mischococcales* в головной части спектра порядков. Нетипично также более высокое положение *Euglenaceae* по сравнению с *Naviculaceae*, что может быть связано, как указывалось выше, с повышенной эвтрофикацией водоемов провинции вследствие интенсивной хозяйственной деятельности.

Одним из показателей особенности флоры водорослей различных природных зон являются спектры ведущих родов, отражающие основные типологические особенности водоемов конкретного региона. В них входят наиболее крупные роды из разных отделов, информативным является ранговое место рода, число таксонов в нем и вклад этого рода в формирование флоры (Сафонова, 1983а, б). Во флоре водорослей водоемов провинции спектр родов включает представителей 6 ведущих семейств; из него выпали представители *Oscillatoriaceae*, *Pleurochloridaceae* и *Characiopsidaceae* (табл. 3). Показатели числа таксонов, характерные для каждого из ведущих родов, плавно изменяются на протяжении всего спектра. В головной части спектра находятся роды из зеленых, эвгленовых и диатомовых. Близкие значения вклада во флору имеют роды, занимающие 1- и 2-е ранговые места: *Cosmarium* Corda и *Trachelomonas* Ehr. 3-е место рода *Navisula* Bory, а также наличие в спектре рода *Phacus* Duj, хотя и на 9-м ранговом месте, свидетельствует об активном участии *Euglenophyta* в формировании флоры.

Данные сравнительного анализа таксономических спектров альгофлоры разнотипных водоемов Средне-Русской провинции представлены в табл. 4. В альгофлору рек основной вклад вносят *Bacillariophyta* и *Chlorophyta*. Наибольшая доля *Cyanophyta* отмечена во флоре рек (9.89 %), что можно объяснить выносом синезеленых водорослей с зарегулированных участков. Доля остальных отделов незначительна. Основу альгофлоры водохранилищ и прудов, как и рек, составляют зеленые и диатомовые водоросли, однако здесь *Chlorophyta* несколько опережают *Bacillariophyta* по числу видов. Показатель эвгленовых водорослей в прудах — 14.66 % — самый высокий по сравнению с другими типами водоемов. В альгофлоре ЕВЗС лидирующее положение занимают *Chlorophyta*, *Bacillariophyta* — на 2-м месте, причем со значительным разрывом. Что касается других отделов, то наибольшее

ТАБЛИЦА 4

Структура альгофлор разнотипных водоемов Средне-Русской провинции

Таксоны	Реки		Водохранилища		Пруды		ЕВЗС		Всего известно для водоемов провинции	
	абс. число*	доля, %	абс. число	доля, %	абс. число	доля, %	абс. число	доля, %	абс. число	доля, %
Cyanophyta	170	9.89	135	9.67	138	9.59	182	7.91	293	9.27
Dinophyta	35	2.04	31	2.22	32	2.22	47	2.04	73	2.30
Cryptophyta	19	1.11	24	1.72	16	1.11	22	0.96	34	1.08
Raphidophyta	1	0.06	1	0.07	—	—	4	0.17	4	0.13
Chrysophyta	61	3.55	46	3.30	68	4.73	106	4.61	161	5.09
Xanthophyta	148	8.61	90	6.45	107	7.44	208	9.04	279	8.82
Bacillariophyta	591	34.40	441	31.59	420	29.19	511	22.21	744	23.55
Euglenophyta	168	9.78	162	11.60	211	14.66	298	12.95	371	11.74
Chlorophyta	524	30.50	466	33.38	445	30.92	912	39.63	1189	37.61
Charophyta	1	0.06	—	—	2	0.14	11	0.48	13	0.41
Всего	1718	100	1396	100	1439	100	2301	100	3161	100

Примечание. * — число видовых и внутривидовых таксонов, ЕВЗС — естественные водоемы замедленного стока.

число таксонов *Cyanophyta*, *Dinophyta*, *Raphidophyta*, *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Euglenophyta* и *Charophyta* найдено именно в этих водоемах.

Поскольку обследованные водоемы очень различаются между собой по типологии, условиям режима и другим аспектам, степень флористического сходства разнотипных водоемов в пределах Средне-Русской провинции определяли с использованием коэффициента Стугрена—Радулеску. Известно, что значения коэффициента в пределах от –1 до 0 указывают на сходство сравниваемых флор, так как отрицательные значения могут быть получены только в случае преобладания числа общих видов над суммой видов, специфичных для каждой из сравниваемых флор (Шмидт, 1980, 1984). Результаты анализа значений коэффициента по парам водоемов показаны на рис. 1. Сходство при сравнении альгофлор в целом обнаруживают реки с водохранилищами (–0.013) и реки с прудами (–0.003), что вполне может быть отнесено за счет наличия непосредственной связи всех изученных водохранилищ с реками и наличием среди большинства прудов речных запруд (рис. 1, *1*). По остальным сравниваемым парам водоемов получены положительные значения коэффициента, что свидетельствует о различии флор. Максимальное различие получено при сравнении водохранилищ и ЕВЗС (0.194), что свидетельствует о специфичности альгофлор последних.

Сравнение водоемов по составу отделов водорослей показало существенно различающиеся значения коэффициентов. Так, *Cyanophyta* во всех сравниваемых парах имеют положительные значения, что соответствует различию флор. Степень этого различия колебалась от 0.359 для пары ЕВЗС/водохранилища до 0.043 для пары водохранилища/пруды (рис. 1, *2*). Значения коэффициента, свидетельствующие о различии видового состава во всех парах водоемов, показали также *Dinophyta* (степень различия от 0.103 до 0.417), *Chrysophyta* (от 0.226 до 0.584) и *Xanthophyta* (от 0.092 до 0.367). При этом наибольшие различия в составе *Chrysophyta* и *Xanthophyta* отмечены для пар ЕВЗС/пруды и ЕВЗС/водохранилища (рис. 1, *3*, *5*, *6*). Для отделов *Cryptophyta* и *Euglenophyta* коэффициент имеет как положительные, так и отрицательные значения, но в большинстве случаев значения коэффициента говорят о различии сравниваемых флор (рис. 1, *4*, *8*). Интересно, что наименьшие значения показателя для *Cryptophyta* и *Euglenophyta* отмечены для пары ЕВЗС/водохранилища (–0.143 и –0.249 соответственно). Отрицательные значения коэффициента, свидетельствующие о сходстве во всех парах сравниваемых водоемов, характерны только для *Bacillariophyta* (рис. 1, *7*), причем максимальное сходство отмечено для пары реки/водохранилища, а минимальное — для пары ЕВЗС/водохранилища. Показатель флористического сходства для *Chlorophyta* имеет отрицательное значение только для пары реки/водохранилища (–0.011), во всех остальных случаях наблюдаются различия во флоре от минимального (0.003) в паре реки/пруды до максимального (0.295) в паре ЕВЗС/пруды (рис. 1, *9*).

Для определения сходства систематической структуры флор разнотипных водоемов мы сравнили структуры 10 ведущих порядков, семейств и родов с использованием коэффициента ранговой корреляции Кендэла. На уровне порядков наиболее сходными между собой являются реки и водохранилища ($\tau = 0.96$) (табл. 5). В дендрите все типы водоемов представляют собой единую плеяду с минимальным уровнем связи 0.72 (рис. 2, *1*). На уровне семейств минимальный уровень связи в дендрите составил 0.60 между прудами и ЕВЗС, при повышении уровня связи из дендрита вычленяются ЕВЗС, что, по-видимому, объясняется специфичностью условий данного типа водоемов (табл. 6, рис. 2, *2*). На уровне родов прослеживаются отрицательные значения коэффициента для пар реки/ЕВЗС и пруды/ЕВЗС, что свидетельствует о существенных различиях в родовых спектрах данных пар во-

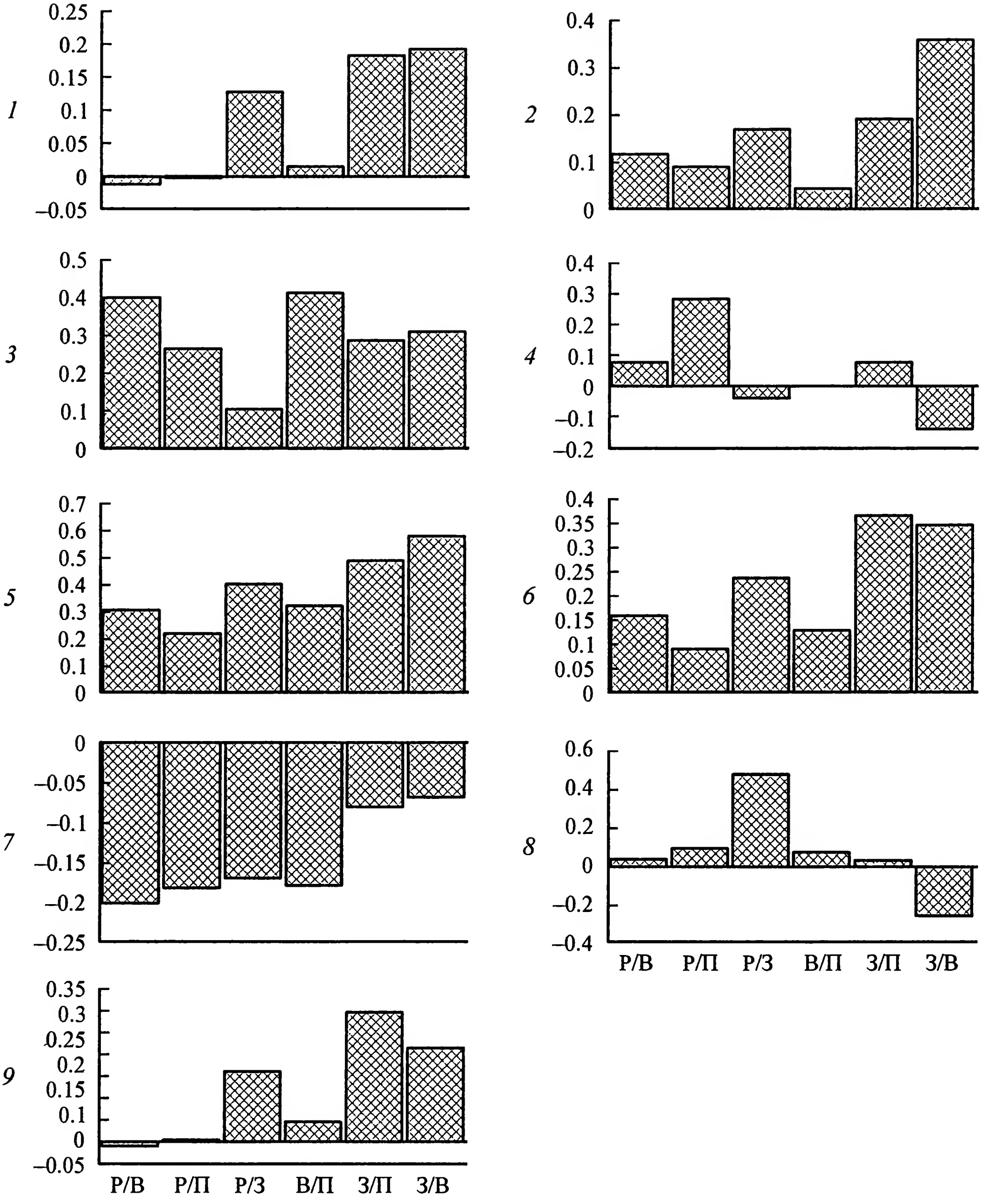


Рис. 1. Значения коэффициента Стугрена—Радулеску для альгофлоры разнотипных водоемов Средне-Русской провинции.

1 — альгофлора в целом, *2* — *Cyanophyta*, *3* — *Dinophyta*, *4* — *Cryptophyta*, *5* — *Chrysophyta*, *6* — *Xanthophyta*, *7* — *Bacillariophyta*, *8* — *Euglenophyta*, *9* — *Chlorophyta*; Р/В — реки—водохранилища, Р/П — реки—пруды, Р/З — реки—ЕВЗС, В/П — водохранилища—пруды, З/П — ЕВЗС—пруды, З/В — ЕВЗС—водохранилища.

ТАБЛИЦА 5

Матрица значений коэффициента ранговой корреляции (τ) ведущих порядков флоры водорослей разнотипных водоемов Средне-Русской провинции

	Реки	Водохранилища	Пруды	ЕВЗС
Реки	—	0.96	0.83	0.67
Водохранилища	0.96	—	0.89	0.72
Пруды	0.83	0.89	—	0.72
ЕВЗС	0.67	0.72	0.72	—

Примечание. ЕВЗС — естественные водоемы замедленного стока. Здесь и в табл. 6, 7.

доемов, тогда как в паре водохранилища/ЕВЗС обнаруживается большее сходство в спектрах ведущих родов (табл. 7, рис. 2, *3*).

Таким образом, анализ значений коэффициента Стугрена—Радулеску, характерных для флор разнотипных водоемов и отдельных таксонов, а также сравнение структуры ведущих таксонов различного ранга с помощью коэффициента ранговой корреляции Кендэла показали, что наибольшим своеобразием состава отличаются ЕВЗС, что хорошо прослеживается на уровне семейств и родов.

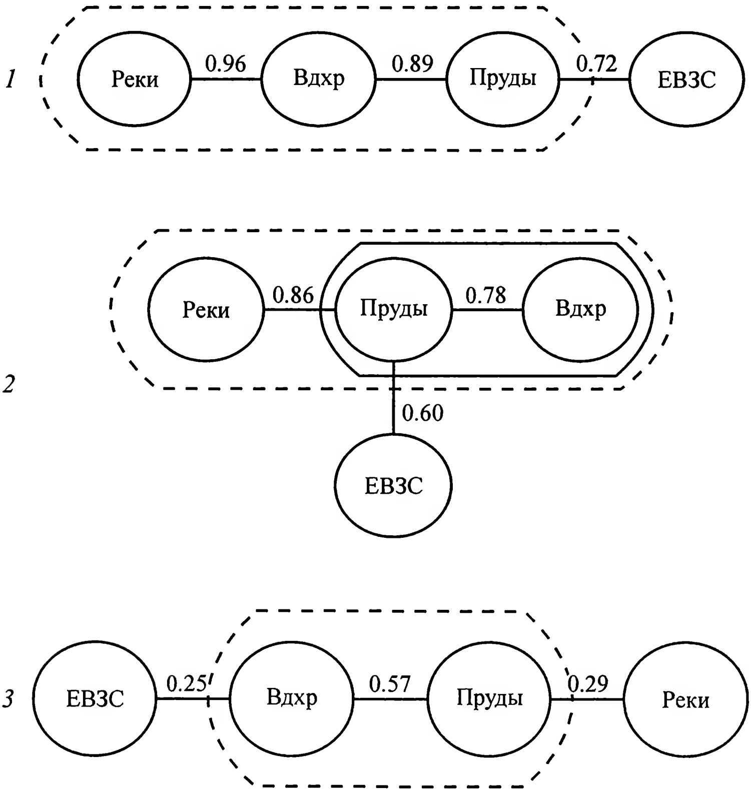


Рис. 2. Дендрит, отображающий степень сходства структуры ведущих по числу видов таксонов в альгофлоре разнотипных водоемов Средне-Русской провинции.

1 — порядки, *2* — семейства, *3* — роды.

ТАБЛИЦА 6

Матрица значений коэффициента ранговой корреляции (τ) ведущих семейств флоры водорослей разнотипных водоемов Средне-Русской провинции

	Реки	Водохранилища	Пруды	ЕВЗС
Реки	—	0.78	0.86	0.29
Водохранилища	0.78	—	0.82	0.50
Пруды	0.86	0.82	—	0.60
ЕВЗС	0.29	0.50	0.60	—

ТАБЛИЦА 7

Матрица значений коэффициента ранговой корреляции (τ) ведущих родов флоры водорослей разнотипных водоемов Средне-Русской провинции

	Реки	Водохранилища	Пруды	ЕВЗС
Реки	—	0.28	0.29	−0.22
Водохранилища	0.28	—	0.57	0.25
Пруды	0.29	0.57	—	−0.14
ЕВЗС	−0.22	0.25	−0.14	—

Выводы

1. На основании обобщения собственных и литературных данных установлено, что флора водорослей разнотипных водоемов Средне-Русской провинции (лесостепная зона Русской равнины) насчитывает 3161 видовой и внутривидовой таксон. Лидирующее место по числу видов занимают отделы *Chlorophyta*, *Bacillariophyta*, *Euglenophyta* и *Cyanophyta*.

2. Для флоры водорослей Средне-Русской провинции характерны высокие значения общего родового коэффициента, наибольшим видовым богатством характеризуются роды *Euglenophyta*, *Bacillariophyta* и *Cryptophyta*.

3. Анализ спектра ведущих таксонов различного ранга показал, что на уровне порядков первое место занимает *Raphales*, на втором месте *Desmidiales*, за ними следуют *Chlorococcales* и *Euglenales*. В головной части спектра ведущих семейств находятся три семейства из зеленых водорослей — *Desmidiaceae*, *Chlamydomonadaceae* и *Coelastraceae* и по 1 семейству из эвгленовых — *Euglenaceae* и диатомовых — *Naviculaceae*. Родовой спектр подтверждает активное участие *Chlorophyta*, *Euglenophyta* и *Bacillariophyta* в сложении видового разнообразия водорослей водоемов провинции.

4. Сходство альгофлор показано при сравнении рек с водохранилищами и рек с прудами. По всем остальным сравниваемым парам водоемов получены положительные значения коэффициента, что свидетельствует о различии флор.

5. На уровне порядков наиболее сходными между собой оказались флоры рек и водохранилищ. В дендрите все типы водоемов представляют собой единую плеяду с минимальным уровнем связи 0.72. На уровне семейств минимальный уровень связи в дендрите составил 0.60 между прудами и ЕВЗС. На уровне родов получены отрицательные значения коэффициента для пар реки/ЕВЗС и пруды/ЕВЗС, что свидетельствует о крайних различиях в родовых спектрах данных пар водоемов.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своему учителю, зав. кафедрой ботаники Харьковского национального университета, проф. Т. В. Догадиной за консультации и помощь в проведении исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асаул З. І. Визначник евгленових водоростей Української РСР. Київ, 1975. 408 с.

Асаул-Ветрова З. И. Экологические особенности эвгленовых водорослей и закономерности распределения их на территории Украины // Проблемы гидробиологии и альгологии. Киев, 1978. С. 49—67.

Бочка А. Б. Водорості водойм Баргузинского біосферного державного природного заповідника (Росія): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1995. 25 с.

Бухтиярова Л. Н. Диатомовые водоросли Горного Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1992. 18 с.

Васильева И. И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск, 1989. 48 с.

Ветрова З. И. Бесцветные эвгленовые водоросли Украины. Киев, 1980. 184 с.

Водоросли. Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Выханду Л. К. Об исследованиях многопризнаковых биологических систем // Применение мат. методов в биологии. 1964. Вып. 3. С. 19—22.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли. М., 1953. 652 с. (Опред. пресновод. водор. СССР. Вып. 2).

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Харовые водоросли — *Charophyta*. Л., 1983. 190 с.

Горбулин О. С. Водоросли водоемов западных отрогов Среднерусской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1998. 24 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые. *Chlorophyta*: *Volvocineae*. М.; Л., 1959. 231 с. (Опред. пресновод. водор. СССР. Вып. 8).

Догадина Т. В. Желтозеленые водоросли СССР: флора, систематика, эволюция, филогения: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1986. 45 с.

Догадина Т. В., Кухаренко Л. А. Водоросли // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника (Приморский край). Владивосток, 1990. С. 10—34.

Жизнь растений: В 6-ти т. Т. 3. Водоросли. Лишайники. М., 1977. 487 с.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли. М., 1951. 620 с. (Опред. пресновод. водор. СССР. Вып. 4).

Кендэл М. Ранговые корреляции. М., 1975. 207 с.

Коршиков О. А. Підклас протококові (*Protococcineae*). Київ, 1953. 439 с. (Визн. прісновод. водор. УРСР. Вип. 5).

Кузяхметов Г. Г. Пространственная организация почвенных альгоценозов степи и лесостепи: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2000. 38 с.

Матвієнко О. М., Догадіна Т. В. Жовтозелені водорості — *Xanthophyta*. Київ, 1978. 512 с. (Визн. прісновод. водор. УРСР. Вип. 10).

Матвієнко О. М., Литвиненко Р. М. Пірофітові водорості — *Pyrrophyta*. Київ, 1977. 387 с. (Визн. прісновод. водор. УРСР. Вип. 3, ч. 2).

Мельник С. П. Количественные показатели в сравнительной флористике и их использование в альгологии // Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны: Матер. межвуз. конф. Пермь, 1977. С. 157—158.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 233 с.

Мошкова Н. А., Голлербах М. М. Зеленые водоросли: класс Улотриксовые — (1), порядок Улотриксовые. *Chlorophyta*: *Ulotrichophyceae*, *Ulotrichales*. Л., 1986. 360 с. (Опред. пресновод. водор. СССР. Вып. 10, ч. 1).

Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л., 1980. 255 с.

Паламар-Мордвинцева Г. М. Аналіз флори *Desmidiales* Українских Карпат // Укр. бот. журн. 1978. Т. 35. Вып. 1. С. 29—38.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев, 1982а. 240 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. *Chlorophyta*: *Conjugatophyceae*, *Desmidiales* (2). Л., 1982б. 620 с. (Опред. пресновод. водор. СССР. Вып. 11, ч. 2).

Сафонова Т. А. Родовой спектр водорослей — показатель особенностей альгофлоры // Матер. VI Закавказ. конф. по спор. раст. Тбилиси, 1983а. С. 35—36.

Сафонова Т. А. Современное состояние изученности альгофлоры Западной Сибири // Тез. докл. VII Делегат. съезда Всес. бот. о-ва. Л., 1983б. С. 96.

Сафонова Т. А., Ермолаев В. И. Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск, 1983. 152 с.

Терентьев Т. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение математических методов в биологии. Л., 1960. Вып. 1. С. 27—36.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 243 с.

Физико-географическое районирование СССР / Под ред. проф. Н. А. Гвоздецкого. М., 1968. 575 с.

Флора и фауна водоемов Европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры). Л., 1978. 192 с.

Харьковская область / Под ред. А. П. Голикова, А. Л. Сидоренко. Харьков, 1993. 128 с.

Хисориев Х. Эвгленофитовые водоросли (*Euglenophyta*) водоемов Средней Азии (морфология, систематика, филогения, флора, экология, географическое распространение и основные черты флорогенеза): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1997. 48 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П. Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Киев, 1980. 183 с.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

De Candolle A. Géographie botanique raisonnée. Paris; Genéve, 1855. 1365 p.

Lhotský O., Rosa K., Hindák F. Súpis sinic a rias Slovenska. Bratislava, 1974. 204 s.

Starmach K. Chrysophyceae und *Haptophyceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. H. 1. Stuttgart, New York, G. Fischer, 1985. S. 1—515.

SUMMARY

On the base of results of the study of algal flora of the Middle-Russian Province (forest-steppe zone of Russian Plain) and generalization of published data, the degrees of floristic similarity of diverse reservoirs were analysed using the Stogren—Radulescu coefficient, and also the degrees of similarity of taxonomic structure of the algal floras by 10 leading orders, families and genera using the Kendall rank correlation coefficient. It is concluded, that the greatest originality is demonstrated by the taxonomic structure of families and genera in natural reservoirs with slow flow.

УДК 582.232/275

© Г. Г. Кузяхметов

ЯРУСНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЛЕСОСТЕПИ ПРЕДУРАЛЬЯ

G. G. KUZYAKHMETOV. THE LAYER DISTRIBUTION OF ALGAE IN THE FOREST COMMUNITIES OF THE CISURAL FOREST-STEPPE

Башкирский государственный университет
450074 Уфа, ул. Фрунзе, 32
E-mail: kyzyakhmetovgg39@mail.ru

Поступила 23.01.2006
Окончательный вариант получен 29.08.2006

Выявлено ярусное распределение альгоценозов в зависимости от вида деревьев, почвенного профиля, характера подлеска и лесной подстилки. Эпифитный ярус образован макроскопическими разрастаниями форм из порядков *Ulotrichales*[1] и *Chlorococcales*.[2] Максимальное разнообразие водорослей отмечено в эпигейном ярусе (в старом опаде) и поверхностных слоях почвенного яруса. В глубокие слои последних проникают одноклеточные формы зеленых и желтозеленых водорослей.

Ключевые слова: лесные экосистемы, альгоценозы, ярусное распределение, лесостепь, Предуралье.

Вертикальная протяженность лесных сообществ позволяет реализовать стратегию жизни многим видам водорослей, осваивать новые экологические ниши, эффективнее использовать ресурсы среды, увеличить КПД фотосинтетического аппарата фитоценоза.

Цель работы — изучение пространственного распределения водорослей в почве и надземных ярусах лесных сообществ, выяснение их биотопической дифференциации и распределения по почвенному профилю.

Материал и методика

Вертикально-ярусное распределение водорослей изучали в лиственных лесах и хвойных насаждениях северной и южной лесостепи Башкирского Предуралья (табл. 1 и 2). Площадки для альгологического сбора были заложены в северной лесостепи (в липняке крапивно-снытевом, березняке снытевом и осиннике снытевом, почва темно-серая лесная, окрестности г. Бирск) и в южной лесостепи (под еловыми, сосновыми и лиственничными посадками 12-летнего возраста, почва — выщелоченный чернозем, Чишминский р-н). Полные профили почвы были заложены в березняке и сосняке. Кроме того, учитывая укороченный профиль стратификации водорослей под лесом, пробы отбирали в подстилке из старого и свежего опада, в почве по слоям: 0—1, 4—5 и 20—25 см. В этих слоях наблюдаются максимальные видовое разнообразие и численность водорослей (Алексахина, Штина, 1984). Заложено 15 пробных площадок.

Индивидуальные пробы почв с каждой площадки в количестве 8—10 смешивались, в дальнейшем анализировались усредненные образцы в почвенных культурах со стеклами обрастания. Для точной идентификации видов использовали среду Громова. Для учета обилия видов использовали следующую шкалу: 4 балла — вид встречен во многих полях зрения; 3 — встречен более чем в 10 полях зрения; 2 — встречен в 2—10 полях зрения и 1 балл — вид встречен в одном поле зрения или

---

[1] В статье принята система по: Мошкова, Голлербах (1986); [2] Андреева, 1997.

ТАБЛИЦА 1

Количество видов и ярусное распределение водорослей лиственных лесов лесостепи

Ярусы (горизонты)	*Cyanophyta*	*Bacillariophyta*	*Xanthophyta*	*Chlorophyta*	Всего	Средний балл на вид	*H*	*C*	*e*
Липняк крапивно-снытевый									
I-1	—	—	—	5	5	2.3	0.72	0.214	0.920
I-2	—	—	—	6	6	1.6	0.65	0.250	0.835
II-1	2	—	—	6	8	1.4	0.88	0.140	0.974
II-2	1	1	4	16	22	1.4	1.32	0.055	0.983
III-1		—	3	10	13	1.4	1.08	0.100	0.978
III-2		—	6	12	18	1.8	1.21	0.069	0.964
III-3		—	2	7	9	1.3	0.91	0.124	0.954
Березняк снытевый									
I-1	—	—	—	5	5	1.8	0.62	0.283	0.887
I-2	—	—	—	6	6	2.4	0.66	0.236	0.848
II-1	1	1	2	2	6	2.2	0.65	0.118	0.841
II-2	—	1	4	8	13	1.2	1.08	0.093	0.970
III-1	2	2	7	10	21	1.4	1.28	0.058	0.968
III-2	1	1	5	20	27	1.7	1.38	0.048	0.964
III-3	—	—	—	11	11	1.4	0.98	0.109	0.941
Осинник снытевый									
I-1	—	—	—	4	4	1.8	0.50	0.388	0.830
I-2	1	—	—	4	5	2.0	0.64	0.194	0.916
II-1*									
II-2	1	1	1	4	7	2.2	0.64	0.256	0.757
III-1	3	1	2	17	23	1.5	1.17	0.177	0.859
III-2	—	1	1	17	19	1.5	1.03	0.115	0.805
III-3	—	—	1	10	11	1.3	0.97	0.209	0.931

Примечание. Ярусы: I-1 — эпифитный на высоте 150 см от земли; I-2 — эпифитный на высоте 30 см от земли; II-1 — эпигейный, подстилка из свежего опада; II-2 — эпигейный (гор. A_0), подстилка из старого опада. Почвенные ярусы: III-1 — гор. A, слой 0—1 см; III-2 — гор. A, слой 4—5 см; III-3 — гор. A_1B_1, слой 20—25 см; *H* — индекс разнообразия Шеннона—Уивера; *C* — индекс доминирования Симпсона; *e* — индекс выровненности Пилу. Прочерки обозначают отсутствие водорослей. * — подстилка на два слоя не дифференцирована.

только в жидкой культуре. Суммируя все баллы и деля их на число видов в пробе, выводили средний балл для вида (Кузяхметов, Дубовик, 2001). Альгоэпифиты деревьев изучали путем сбора кусочков коры с макроскопическими разрастаниями водорослей на стволах на высоте 150 и 30—40 см от поверхности почвы. Пробы анализировали после замачивания кусочков коры в течение 3—4 ч и соскабливания, смыва налетов и последующего микроскопирования полученной суспензии.

Полученные результаты были подвергнуты статистической обработке с использованием информационных индексов разнообразия Шеннона—Уивера (*H*), доминирования Симпсона (*C*), выровненности Пилу (*e*) (Кузяхметов, Дубовик, 2001). Индекс разнообразия Шеннона—Уивера (*H*), который связывает видовое богатство с весом видов (баллами обилия), указывает на степень благоприятствования среды популяциям водорослей. Чем больше высоко обильных видов, тем выше значение *H*, т. е. тем полнее используются ресурсы среды многими видами и устойчивее сообщество (Одум, 1986). Индекс доминирования Симпсона показывает степень концентрации высоких баллов обилия у немногих видов. Индекс выровненности

ТАБЛИЦА 2

Количество видов и ярусное распределение водорослей хвойных насаждений лесостепной зоны

Ярусы (горизонты)	*Cyanophyta*	*Bacillariophyta*	*Xanthophyta*	*Chlorophyta*	Всего	Средний балл на вид	*H*	*C*	*e*
Еловые насаждения									
I	—	—	—	6	6	3.4	0.68	0.21	0.87
II-1	—	—	2	3	5	1.0	0.73	0.20	0.98
II-2	—	—	—	7	7	1.3	0.84	0.18	0.99
III-1	—	1	—	13	14	1.3	1.11	0.08	0.97
III-3	—	—	—	14	14	1.9	1.09	0.09	0.95
Сосновые насаждения									
I	—	—	—	7	7	2.2	0.76	0.18	0.90
II-1	—	—	—	12	12	1.1	1.15	0.09	0.97
II-2	—	—	2	21	23	2.1	1.30	0.05	0.95
III-1	—	—	3	15	18	2.1	1.20	0.06	0.96
III-3	—	—	1	10	11	1.5	1.05	0.12	0.99
Лиственничные насаждения									
I	—	—	—	5	5	3.6	0.52	0.34	0.74
II-1	1	2	1	15	19	2.0	1.19	0.07	0.93
II-2	—	2	1	14	17	1.7	1.18	0.07	0.56
III-1	—	1	2	17	20	1.5	1.25	0.06	0.96
III-3	—	—	—	9	9	2.0	1.48	0.86	0.82

Примечание. Ярусы: I — эпифитный; II-1 — эпигейный, подстилка из свежего опада; II-2 — эпигейный (гор. A_0), подстилка из старого опада. Почвенные ярусы: III-1 — гор. А, слой 0—2 см; III-3 — гор. A_1B_1, слой 20—25 см; *H* — индекс разнообразия Шеннона—Уивера; *C* — индекс доминирования Симпсона; *e* — индекс выровненности Пилу. Прочерки обозначают отсутствие водорослей.

Пилу (*e*) указывает на степень равномерного распределения баллов обилия между видами, по его значениям можно судить о благоприятствовании среды обитания для водорослей.

Результаты и обсуждение

Для удобства изучения вертикального распределения водорослей в широколиственных лесах лесостепи, имеющих выраженную ярусность, мы выделили следующие ярусы или горизонты: надземный — эпифиты с подразделением на настоящие эпифиты на стволах деревьев и приземные эпифиты на нижней части стволов, включающие также почвенные виды; эпигейный (наземный) ярус — водоросли подстилки; почвенный ярус — водоросли генетических горизонтов почвы и приповерхностных слоев (в последних разнообразие и плотность водорослей выше, чем в глубине).

Наши исследования показали, что в лесных экосистемах ярусное распределение водорослей зависит от пород деревьев, особенностей почвенного профиля, характера подлеска и лесной подстилки. Флористически наиболее богатыми были березовые и сосновые леса. Более половины видового состава относится к отделу *Chlorophyta*, состав других отделов был беден, особенно в хвойных насаждениях, что было отмечено нами раньше (Кузяхметов, Старостина, 1996; Кузяхметов, Гарипова, 1997).

Эпифитный ярус представлен улотриксовыми — видами *Trentepohlia*, *Desmococcus*, *Stichococcus*, а также хлорококковыми — *Trebouxia arboricola* Puym., *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott. Макроскопические разрастания альгоэпифитов покрывали до 20—80 % поверхности стволов сосны и лиственницы до высоты 2 м. Они были образованы в основном *Desmococus vulgaris* (Näg.) Brand, *Coccomyxa* sp., *Trentepohlia piceana* Meyer. На коре деревьев сосны всего было выявлено 7 видов, из них 5 видов на высоте 150 см, среди них, помимо названных, *Trebouxia arboricola* и *Chlorella vulgaris* Beijer. На нижних частях ствола сосны была встречена *Koliella* sp., близкая к *K. sempervirens* (Chod.) Hind., но отличающаяся более узкими клетками (2—3 мкм). Виды этого рода в аэрофильных условиях — типичные криофилы, обитатели снега и льда высокогорий. *K. sempervirens* — гидрофильный вид, был найден и на влажной почве (Мошкова, Голлербах, 1986).

Состав водорослей на стволах деревьев других лесных экосистем также не отличается большим разнообразием. Основное ядро эпиальгоценозов образовано названными выше видами, некоторые из них отсутствовали и появлялось несколько новых видов: на ели — *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born., *Stichococcus bacillaris* Näg., на березе и осине — *Stichococcus minor* Nag., *Trentepohlia aurea* (L.) Martius, *Chlorella ellipsoidea* Gern., на нижней части ствола берез — *Klebsormidium flaccidum* (Kütz.) Silva, Mattox et Blackwell. На коре лиственных деревьев и сосны доминировали *Trebouxia arboricola*, *Desmococcus vulgaris*, *Trentepohlia umbrina*, *T. piceana*.

По данным ряда авторов, на коре деревьев поселяются широко распространенные зеленые водоросли — виды из родов *Desmococcus*, *Trentepohlia*, *Trebouxia*, *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Stichococcus* и др. Представители других отделов встречаются значительно реже (Буткевич, 1985; Малышева, 1986; Водоросли, 1989; Дубовик, 1988; Кузяхметов, 1995). Проведенные нами исследования в г. Уфе и в естественных лесах вне зоны города на коре 13 пород деревьев позволили выявить 34 вида водорослей, среди них 82 % составляют зеленые. Комплекс доминантов большинства альгоценозов на коре деревьев составили *Trebouxia arboricola*, *Desmococcus vulgaris*, *Chlorella vulgaris* и отдельные виды *Trentepohlia*. В зоне промышленного загрязнения города обнаружено 16 видов и внутривидовых таксонов, в естественных лесах — 23 таксона. Наибольшее разнообразие и высокая активность водорослей отмечены на стволе *Populus balsamifera* L. В нижней части стволов альгоэпифиты сменяются представителями почвенной альгофлоры: *Myrmecia incisa* Reisigl, *Macrochloris dissecta* Korsch., *Ulothrix tenerrima* Kütz., *U. variabilis* Kütz., *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina et Pinč., *Borodinella polytetras* Mill. из отдела *Chlorophyta*. Синезеленые и диатомовые отсутствовали, а из желтозеленых были найдены только *Eustigmatos magnus* (Boye-Pet.) Hibberd, *Botrydiopsis arhiza* Pasch. Доказана взаимосвязь эпифитных альгоценозов с атмосферными загрязнениями (Кузяхметов, Сальникова, 1995).

Таким образом, эпифитный ярус представлен небольшим числом постоянных видов из порядков *Ulotrichales*, *Chlorococcales*, что является результатом жесткого отбора в условиях такого специфического биотопа, как кора деревьев с дефицитом влаги, получаемой лишь в виде атмосферных осадков. Альгоэпифиты связаны с деревьями только топическими связями и выступают как консорты топических консорций. Приспособление к эпифитному образу жизни позволяет более полно использовать ресурсы среды лесной экосистемы, осваивать новые экологические ниши и снижает конкурентное напряжение в биоценозе. Свет при его вертикальной стратификации полнее используется эпифитами по сравнению с наземными растениями. Это в конечном итоге приводит к более плотной упаковке ниш, усиливает устойчивость экосистем.

Эпигейный ярус в лесных экосистемах представлен водорослями подстилки и мохового покрова (последний в наших объектах исследования отсутствовал). Кроме того разрастания водорослей, относящихся к этому ярусу, можно наблюдать на лесных тропинках (Кузяхметов, 1997). Подстилка является одним из главных звеньев круговорота веществ в экосистеме. Помимо этого она играет важную роль в регулировании гидротермического и воздушного режимов почвы и определяет состав и структуру живого населения не только в самой подстилке, но и в почве. Растительному опаду и подстилке принадлежит важная роль в формировании водорослевых ценозов в лесных экосистемах (Алексахина, Штина, 1984). Под подстилкой формируются альгоценозы диффузного типа. В степных экосистемах при отсутствии подстилки эпигейный ярус формируется типичными ксерофитами-пленкообразователями из представителей *Cyanophyta* (Сдобникова, 1969; Kuzyakhmetov, 1992, и др.). Разнообразие видов водорослей в подстилке зависит от типа леса, характера подлеска и подроста, от степени разложения опада.

В исследованных нами лесах и насаждениях эпигейный ярус водорослей представлен небольшим числом видов, исключением являются сосновые насаждения, где видовое разнообразие водорослей было выше, чем в поверхностном слое почвы других лесов (табл. 1 и 2). Подстилка из свежего опада угнетала развитие водорослей, они появлялись в чашечных культурах только через месяц инкубирования. В свежем опаде лиственных лесов синезеленые и диатомовые представлены 1—2 видами, среди них *Hantzschia amphioxys*, *Navicula mutica* Kütz., *Phormidium foveolarum* (Mont.) Gom., *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom., в культурах они имели низкие баллы обилия. В свежей подстилке хвойных в отличие от лиственничных насаждений представители *Cyanophyta* и *Bacillariophyta* отсутствовали. Под лиственницей в подстилке из свежего опада присутствовали *Microcoleus vaginatus*, *Hantzscia amphioxys*, *Navicula mutica* Kütz. var. *cohnii* (Hilse) Grun. Последние два вида имели высокие баллы обилия.

В свежей подстилке лесов единично встречались желтозеленые: *Ellipsoidion solitare* (Geitl.) Pasch., *Characiopsis minima* Pasch. — в ельнике, *Heterothrix exilis* Pasch. — в лиственничнике, *H. bristoliana* Pasch., *Eustigmatos magnus* — в березняке. Небольшим числом видов и слабым развитием в свежей подстилке отличались зеленые водоросли, больше их было под лиственницей и сосной. Они представлены в основном видами-убиквистами из *Ch*-формы и обычными для почв *Chlamydomonas gloeogama* Korsch., *Klebsormidium flaccidum*. Кроме того, здесь встречались представители эпифитных водорослей — виды *Coccomyxa*, *Stichococcus*.

Таким образом, слой свежей подстилки эпигейного яруса характеризуется слабым развитием водорослей. Большинство из них находится в покоящемся состоянии и проявляют себя после длительного периода инкубирования в культурах. По данным ряда авторов (Овчинникова, 1980; Алексахина, Штина, 1984, и др.), причиной тому является сухость верхних слоев подстилки, неблагоприятный химический режим и токсическое воздействие лесного опада на водоросли. Кроме того, развитие водорослей может лимитироваться биотическими факторами, например ингибирующим воздействием грибной флоры, выеданием водорослей беспозвоночными (Алексахина, Штина, 1984). Свежая подстилка лиственницы оказалась сравнительно благоприятной для развития водорослей, особенно зеленых.

Нижний слой подстилки, представляющий полуразложившуюся массу темного цвета, по сравнению с верхним слоем имеет более высокую влажность. Здесь развитие водорослей ограничивается другими факторами: большим разнообразием микроорганизмов-антагонистов водорослей из разных физиологических групп, недостатком световой энергии и другими, что приближает состав водорослей к глубинным группировкам. Следует отметить, что общее развитие водорослей и их видовое богатство в старой подстилке несколько выше, чем в верхнем слое подстилки, что видно из средних баллов обилия на один вид (табл. 1 и 2).

Более благоприятные условия складываются в старом опаде липняков и березняков. Альгоценозы эпигейного яруса липняков сформировались под влиянием заросли *Aegopodium podagraria* L. и *Urtica dioica* L. с проективным покрытием 90—100 %. В данном ярусе по сравнению с другими было выявлено максимальное число видов. Доминантный комплекс представлен одноклеточными из *Ch*- и *X*-форм: *Chlorella vulgaris*, *Bracteacoccus minor* (Chod.) Petrová, *Fernandinella alpina* Chod. Уровень развития многих видов был низким, особенно представителей *Cyanophyta*, *Bacillariophyta*, *Xanthophyta.* В старом опаде березняков доминировал *Botrydiopsis eriensis* Pasch., многие виды встречались единично, поэтому низки баллы обилия на один вид (табл. 1).

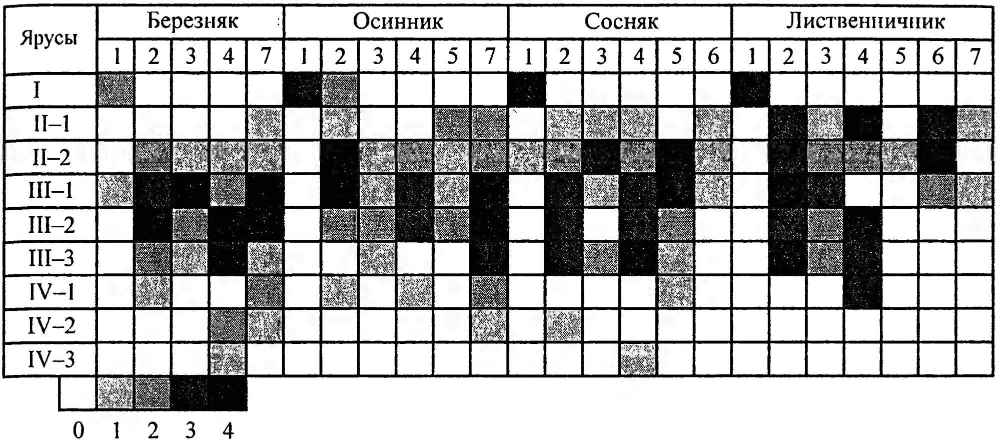
Подстилка осинового леса состояла из однородной полуразложившейся массы, и дифференцировать ее по слоям было практически невозможно. Здесь альгоценоз эпигейного яруса представлен только 5 видами. Доминировали *Mychonastes homosphaera*, *Phormidium foveolarum.* Диатомовые и желтозеленые отсутствовали.

В хвойных насаждениях дифференциация водорослевых ценозов по слоям эпигейного яруса так же, как в лиственных лесах, проявляется четко. В ельнике старый опад сравнительно богат водорослями, выявлено 7 видов. Однако в отличие от верхнего слоя со свежим опадом здесь были обнаружены представители только зеленых водорослей. Доминирующим видом является *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh. Специфическими видами для старого опада являются *Leptosira terricola* (Bristol) Printz, *Srichococcus lacustris* Chod.

В подстилке из старого опада сосновых насаждений было выявлено максимальное число видов (табл. 2). Доминировали нитчатые зеленые водоросли (*Klebsormidium flaccidum*, *K. nitens* (Menegh et Kütz.) Lokhorst, *Ulothrix tenerrima* Kütz.), виды *Chlamydomonas*, *Pseudococcomyxa simplex*, а также желтозеленые водоросли — *Pleurochloris imitans* Pasch. и *Eustigmatos magnus.* Здесь были выявлены *Leptosira terricola*, *Desmococcus vulgaris.* Последний вид доминировал на коре сосен (см. рисунок).

В подстилке из старого опада лиственницы видовое богатство также было большим. По сравнению с верхним слоем отсутствовали виды синезеленых, состав диатомовых и желтозеленых водорослей оставался тем же. Среди зеленых сменился состав доминантов и появились новые виды. В состав доминантов вошли *Ulothrix subtilissima* Rabenh., *Klebsormidium nitens*, *Chlorella vulgaris* и *Dictyochloris fragrans* Vischer ex Starr. Специфическими для данного слоя были *Stichococcus variabilis* W. et G. W. West, *Tetracystis isobilateralis* Brown et Bold, а также встреченные в старом опаде ельника *Neospongiococcum* sp., *Stichococcus lacustris* Chod.

Рассчитанные экологические индексы показали связь состава и структуры альгоценозов с факторами среды. Наиболее высокие значения *H* получены для старой подстилки и верхних слоев почвы (табл. 1 и 2). Минимальные значения индекса Шеннона были получены для эпифитного и частично эпигейного ярусов, в которых видовое богатство было низким. Таким образом, индекс *H* указывает на благоприятные условия среды в верхних слоях почвы и в старом опаде, где при сравнительно высокой плотности большинство видов имело высокие значения оби-



Вертикальное размещение популяций некоторых видов водорослей в лесных экосистемах лесостепи.

Ярусы: I — эпифитный; II-1 — эпигейный, подстилка из свежего опада; II-2 — эпигейный (гор. A_0), подстилка из старого опада. Почвенные ярусы: III-1 — гор. A, слой 0—1 см; III-2 — гор. A, слой 4—5 см; III-3 — гор. A_1B_1, слой 20—25 см; IV-1 — гор. AB, B_1, слой 30—40 см; IV-2 — гор. B_1, слой — 50—60 см; IV-3 — гор. B_2, слой 70—80 см от поверхности почвы. Виды водорослей: 1 — *Desmococcus vulgaris*; 2 — *Chlorella vulgaris*; 3 — *Chlorococcum infusionum*; 4 — *Chlamydomonas gloeogama*; 5 — *Eustigmatos magnum*; 6 — *Ulothrix subtilissima*; 7 — *Bracteacoccus minor*. Внизу — шкала баллов обилия.

лия. Небольшие его значения характерны для флористически не насыщенных альгоценозов.

Значения индекса Симпсона были большими для глубоких слоев почвы и эпифитов, где подавляющее большинство видов имело низкие баллы обилия.

В лиственных лесах многие виды имели сходные баллы обилия (*e* = 0.900—0.990). Значения индекса Пилу *e* были низкими для альгоценозов осинника и для эпифитного и некоторых других ярусов (табл. 1 и 2). Такая неравномерность распределения значений *e* отражает изменение условий среды по ярусам и неоднозначную реакцию популяций водорослей на эти изменения.

Распространение водорослей в почвенном ярусе лесов подчиняется закономерностям, которые были отмечены многими авторами: уменьшение по профилю почвы числа видов, слабое развитие или почти полное отсутствие представителей *Cyanophyta*, укороченная стратификация по горизонтам, более богатое разнообразие видов на глубине 4—5 см, проникновение на бóльшую глубину лишь отдельных видов (Алексахина, Штина, 1984; Кузяхметов, 1986, 1996; Шалару, 1996, и др.). Под березовыми и сосновыми лесами на глубине 80 см встретился *Chlamydomonas gloeogama* (см. рисунок). Видовое богатство и развитие водорослей в верхних слоях почвы различались в зависимости от типа леса и насаждений (табл. 1 и 2). Э. А. Штина (1965) отмечает, что уменьшение видового разнообразия вниз по профилю почвы под дубравой идет значительно быстрее, чем под другой растительностью. На глубине 100 см ею были обнаружены 3 вида водорослей. Изучение вертикального размещения популяций отдельных видов в лесах показало, что во всех ярусах осинника обитает только *Chlorella vulgaris*, в остальных типах леса она ограничивается эпигейным и почвенным ярусами. При этом отмечено массовое ее развитие в старом опаде и верхних слоях почвы, за исключением лиственничника, где она плотно заселяет целиком эпигейный ярус и верхние горизонты почвенного яруса. Популяции других видов в большинстве случаев также локализованы в этих ярусах, лишь некоторые из них были встречены и в более глубоких слоях почвы.

Характерно также ограниченное одним-двумя слоями распределение популяций отдельных видов (см. рисунок).

В почвенном ярусе лесов наблюдались уменьшение числа видов с глубиной, слабое развитие или почти полное отсутствие представителей *Cyanophyta*. Богатое разнообразие видов других отделов выявлено на глубине 4—5 см.

Выводы

В лесных фитоценозах выявлены специфические ценозы альгоэпифитов. Макроскопические разрастания водорослей на коре деревьев образованы представителями порядков *Ulotrichales* и *Chlorococcales*.

Степень дискретности эпигейного яруса зависит от наличия и мощности подстилки. Слой свежей подстилки характеризуется слабым развитием водорослей, многие из которых находятся в покоящемся состоянии. Большое разнообразие видов выявлено в слое старой подстилки.

Видовое богатство и количественное развитие водорослей в почвенном ярусе различались в зависимости от типа леса и насаждений. Сложные по составу и структуре альгоценозы характерны для верхних слоев почвенного яруса. На большую глубину проникают единичные представители одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М., 1984. 150 с.

Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). СПб., 1998. 351 с.

Буткевич Н. А. Эпифитная флора в районе опытной станции лесоводства Московской сельскохозяйственной академии // Пробл. экол. мониторинга и моделир. экосистем. Л., 1985. Т. 8. С. 72—74.

Водоросли. Справочник / Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Киев, 1989. 608 с.

Дубовик И. Е. Эпифитные водоросли г. Уфа // Бот. исслед. на Урале: Информ. матер. Свердловск, 1988. С. 34.

Кузяхметов Г. Г. Анализ пространственного распределения водорослей в карбонатном черноземе под степной растительностью // Почвоведение. 1986. № 10. С. 69—75.

Кузяхметов Г. Г. Эпифитные водоросли в консорциях древесных растений // Экология и охрана окруж. среды: Тез. докл. 2-й Междунар. науч.-практ. конф. (Пермь, 12—15 сент. 1995). Ч. 3. Пермь, 1995. С. 19—20.

Кузяхметов Г. Г. Вертикально-ярусное распределение водорослей в сероольшаниках // Итоги научн. исслед. биол. ф-та Баш. гос. ун-та за 1995 год: Тез. докл. Уфа, 1996. С. 63—69.

Кузяхметов Г. Г. Вертикальное распределение водорослей елово-липового леса // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. Матер. науч.-практ. конф. Уфа, 1997. С. 55—56.

Кузяхметов Г. Г., Гарипова А. Ф. Анализ вертикального распределения альгоценозов еловых насаждений Прибельской лесостепи // Науч. конф. по науч.-технич. программам Минобразования России. Уфа, 1997. С. 83—85.

Кузяхметов Г. Г., Дубовик И. Е. Методы изучения почвенных водорослей: Учебное пособие. Уфа, 2001. 60 с.

Кузяхметов Г. Г., Сальникова М. Н. Характеристика эпифитных водорослей зоны промышленного загрязнения г. Уфы // Актуальные проблемы экологии Башкортостана: Тез. докл. Уфа, 1995. С. 45—47.

Кузяхметов Г. Г., Старостина Е. А. Изучение альгоценозов лесных экосистем окрестностей г. Белебей // Сб. статей и тез. докл. научн. конф. по науч.-технич. программам Госкомвуза России. Уфа, 1996. С. 21—23.

Малышева О. А. Сообщества эпифитных водорослей как компонент древесных и кустарниковых консорций. Киров, 1986. 12 с. Деп. В ВИНИТИ 06.06.1986, № 7094-В86.

Мошкова Н. А., Голлербах М. М. Зеленые водоросли. Класс Улотриксовые (1). Порядок Улотриксовые. Л., 1986. 360 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10).

Овчинникова Т. А. Аллелопатическое влияние вытяжек из листового опада дуба на развитие почвенной водоросли хлореллы // Вопросы лесн. биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев, 1980. С. 74—78.

Одум Ю. Экология: В 2-х т. Т. 2. Пер. с англ. М., 1986. 376 с.

Сдобникова Н. В. Почвенные водоросли // Биокомплексные исследования в Казахстане. Т. 1. Растит. сооб-ва и животн. насел. степей и пустынь Центрального Казахстана. Л., 1969. С. 295—306.

Шалару В. В. Почвенные водоросли естественных и искусственных фитоценозов Республики Молдова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Кишинев, 1996. 47 с.

Штина Э. А. Особенности сообществ водорослей в мощных черноземах Центрально-Черноземного заповедника // Тр. Центр.-Чернозем. заповедника. 1965. Т. 9. С. 146—155.

Kuzyakhmetov G. G. Algae of zonal Steppe and Forest-Steppe soil source // Eurasian Soil Sci. 1992. Vol. 24. N 5. P. 35—44.

SUMMARY

It is established, that the layer distribution of algal coenosis depends on tree species, soil profile, nature of the undergrowth and forest litter. The epiphytic layer is formed by macroscopic growths of typical forms of algae, belonging to the orders *Ulotrichales* and *Chlorococcales*. The maximum algal diversity is marked in epigeal (old leaf litter) and surface layers of soil. Only unicellular forms of green and yellow-green algae penetrate into the deep soil layers.

УДК 582.26 (571.5) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© И. Н. Егорова

ДЕНДРОФИЛЬНЫЕ АЛЬГОСИНУЗИИ ХАМАР-ДАБАНА (ПРИБАЙКАЛЬЕ)

I. N. EGOROVA. DENDROPHILOUS ALGAL SYNUSIAS OF KHAMAR-DABAN RANGE (CISBAIKALIA)

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 132
Факс (3952)510754
E-mail: patologi@sifibr.irk.ru
Поступила 10.11.2005
Окончательный вариант получен 09.03.2006

Приводятся сведения о составе дендрофильных (эпифитных) водорослей (найдено 56 видов) и структуре альгосинузий на стволах деревьев и кустарников на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан. Отмечаются особенности строения водорослевых сообществ на хвойных и лиственных породах, рассматривается влияние химизма коры на водоросли.

Ключевые слова: дендрофильные водоросли, альгосинузии, Хамар-Дабан, Прибайкалье.

Дендрофильные (эпифитные) водоросли, обитающие на стволах деревьев и кустарников, являются составной частью микрофлоры биогеоценоза. Исследования разнообразия этой группы организмов немногочисленны. Наибольший интерес представляют работы В. В. Мельниковой (1954), M. Akijama (1961, 1970), Л. И. Летзаар (1962), J. Foerster (1971), P. Wylie, H. Schlichting (1973), И. Е. Дубовик (2003) и некоторые другие. При этом до сих пор остается недостаточно выясненным значение дендрофильных водорослей в сообществах.

Нами впервые проведены исследования водорослей, обитающих на стволах деревьев и кустарников хр. Хамар-Дабан по долинам рек Тальинка (левобережный приток р. Снежной), Слюдянка, Безголовка. Цель работ заключалась в выявлении видового состава и особенностей организации эпифитных альгосинузий. Район исследований приурочен к северному, обращенному к оз. Байкал, макросклону хребта. Он характеризуется избыточным атмосферным увлажнением, большим количеством осадков, до 1000 мм в год, несколько пониженной, в сравнении с другими территориями Прибайкалья, континентальностью. Здесь развиты грубогумусные дерновые лесные, бурые таежные и горно-луговые почвы, на которых произрастают пихтовые, пихтово-кедровые и кедровые леса с участием ели и сосны, а также послепожарные березняки. По долинам рек обычны топольники (Атлас.., 1967; Епова, 1960, 1962; Типы.., 1980; Растительность.., 1988).

Материал и методика

Образцы коры с эпифитными водорослями были отобраны в июле—августе 2001—2002 гг. со следующих пород деревьев и кустарников: пихты (*Abies sibirica* Ledeb.), ели (*Picea obovata* Ledeb.), кедра (*Pinus sibirica* Du Tour.), кедрового стланика (*P. pumila* (Pall.) Regel.), сосны (*P. sylvestris* L.), тополя (*Populus suaveolens* Fisch.), осины (*P. tremula* L.), березы (*Betula pendula* Roth.), душекии (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pousar), черемухи (*Padus avium* Mill.), рябины (*Sorbus sibirica* Hedl.). Исследования велись общепринятыми альгологическими методами (Водоросли.., 1989; Воронкова, 1998). Использовали среднюю пробу, составленную путем смешивания индивидуальных образцов. Пробы коры обычно отбирались с нескольких деревьев или кустарников одного вида в нижней части стволов (от основания до высоты 200 см). Отбор вели не менее чем в 10-кратной повторности с каждого ствола. При сборе проб и подготовке их к анализу соблюдались необходимые условия стерильности.

Камеральные работы включали несколько этапов. Для предварительной оценки видового разнообразия образцы просматривали под микроскопом. С целью более полного выявления состава и видовой принадлежности эпифитных водорослей использовали накопительные и чистые культуры на жидких и твердых средах. Чистые культуры получали по методике, предложенной В. М. Андреевой (1998), для выращивания водорослей использовали среду Болда (3N BBM и 1.5—1.8 % агара).

Система и номенклатура водорослей-эукариот принята нами с учетом отечественных и зарубежных определителей и таксономических сводок (Забелина и др., 1951; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Матвіенко, Догадіна, 1978; Мошкова, Голлербах, 1986; Ettl, Gärtner, 1995; Thomson, Wujek, 1997; Андреева, 1998). Список синезеленых водорослей составлен по традиционной системе (Еленкин, 1938, 1949; Голлербах и др., 1953) с учетом номенклатурных изменений (Komárek, Anagnostidis, 1986, 1989; Anagnostidis, Komárek, 1988, 1990).

С целью изучения влияния химизма коры на водоросли определены кислотность (pH) водной вытяжки коры и содержание в ней потенциально доступных ионов минеральных веществ: K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, SO_4^{2-}. При этом использовали общепринятые методики (Barkman, 1958; Методы.., 1987; Обухов, Плеханова, 1991; Урбанавичене, 2001).

Результаты исследований

В табл. 1 приведена краткая характеристика местообитаний с указанием числа видов водорослей, найденных на обследованных древесных или кустарниковых породах.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика местообитаний с указанием числа видов эпифитных водорослей

№	Субстрат	Пункт обследования	Растительная ассоциация	Число видов
1	*Abies sibirica*	Р. Тальинка. Тропа на оз. «Соболя». Высота около 1000 м	Пихтарник зеленомошно-разнотравный	11
2	*Picea obovata*	Р. Тальинка. Предгорья Хамар-Дабана	Елово-кедровый чернично-зеленомошный лес	6
3	*Pinus sylvestris*	Долина р. Безголовка	Сосняк хвощево-зеленомошный	9
4	*P. sibirica*	Р. Тальинка. Предгорья	Елово-кедровый чернично-зеленомошный лес	8
5	—	Р. Тальинка. Тропа на оз. «Соболя». Высота свыше 1000 м	Пихтово-кедровый разнотравно-брусничный лес	6
6	*P. pumila*	Р. Тальинка. Высота свыше 2000 м	Кедрово-стланиковые заросли	4
7	*Populus suaveolens*	Долина р. Слюдянка. Правый борт. Высота около 1000 м, дорога на метеостанцию	Топольник мелкотравно-зеленомошный	12
8	То же	Долина р. Слюдянка. Правый борт. Высота около 1200 м	Топольник мертвопокровный	14
9	» »	Р. Тальинка. Предгорья	Топольник ивово-разнотравно-грушанковый	16
10	» »	Р. Тальинка. Там же, выше по течению	Смешанный кедровник папоротниково-разнотравный	12
11	» »	Станция Танхой	Топольник разнотравный	15
12	*P. tremula*	Р. Тальинка. Предгорья	Смешанный березово-осиновый разнотравный лес с душекией, рябиной и черемухой	11
13	*Betula pendula*	Р. Тальинка. Высота около 1000 м	Березняк разнотравный	15
14	*Duschekia fruticosa*	Р. Тальинка. Предгорья	Смешанный березово-еловый папоротниково-разнотравный лес с душекией и рябиной	7
15	*Padus avium*	Р. Тальинка. Высота около 1000 м	Черемушник у реки	5
16	*Sorbus sibirica*	Р. Слюдянка. Недалеко от мраморного карьера	Смешанный березняк разнотравно-папоротниковый с рябиной	5
17	То же	Р. Тальинка. Предгорья	Смешанный березово-еловый папоротниково-разнотравный лес с душекией и рябиной	9

Анализ видового состава водорослей древесных и кустарниковых пород выявил следующую картину. Довольно высоким видовым разнообразием (свыше 10) характеризуются лиственные древесные породы. Из хвойных — пихта. Как видно из табл. 1, число видов эпифитных водорослей в разных экотопах значительно варьирует в зависимости от условий произрастания. В целом в исследованном районе выявлено 56 видов дендрофильных водорослей. В том числе на хвойных породах найдено 21, на лиственных — 42 вида. По нашему мнению, большее число видов на лиственных породах объясняется, прежде всего, физико-химическими свойствами коры, более благоприятными для развития ряда эпифитов.

Ниже приведен список выявленных водорослей-эпифитов с указанием сведений о географическом распространении и экологических особенностях (по литературным источникам). Даются оригинальные материалы о породах-хозяевах, на которых водоросли найдены в Хамар-Дабане (для кедра, тополя и рябины, обследованных в нескольких экотопах, указаны номера пунктов отбора проб в соответствии с нумерацией табл. 1).

Отдел *CYANOPHYTA*

Сем. ***MYCROCYSTACEAE***

Microcystis hansgirgiana (Hansg.) Elenk. — Западная Европа (Германия, Богемия), Ленинградская обл. — Обитает в горячих источниках, в почвах и на почвах, в теплицах. В Хамар-Дабане — на березе.

Сем. ***CHROOCOCCACEAE***

Chroococcus minor (Kütz.) Näg. — Средняя Азия, единично на Кавказе, Западная и Восточная Сибирь, Монголия. — В планктоне стоячих вод, в горячих серных источниках, на почвах, влажных скалах, дереве. В Хамар-Дабане найдена на сосне и тополе (№ 7).

Сем. ***RIVULARIACEAE***

Calothrix elenkinii Kossinsk. — Украина, европейская и азиатская части России, Монголия. — В стоячих и текучих водах, на сырой земле, в почвах, на крышах домов и т. п. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7, 8, 10), осине.

Сем. ***NOSTOCACEAE***

Nostoc linckia (Roth) Born. et Flah. — Африка, Америка, Западная Европа, по всему бывшему СССР, Монголия. — В водоемах разного типа, на влажной почве, скалах, влажных мхах, в оранжереях. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7—10), осине, березе.

N. punctiforme (Kütz.) Hariot — Западная Европа (повсюду), Восточная Европа, Кавказ, Средняя Азия, Западная и Восточная Сибирь, Монголия. — В стоячих водах, в почвах и на почвах, симбионт некоторых высших растений (*Gunnera, Cycadeae*) и лишайников, в соке из ранений коры тополей. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7—10), рябине (№ 16, 17).

N. minutissimum (Kütz.) Kossinsk. — Соловецкие острова. — В стоячих водах и на влажной земле. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7).

Trichormus variabilis (Kütz. ex Born. et Flah.) Kom. et Anagn. — космополит. — В стоячих водах, на поверхности почв, на мхах. В Хамар-Дабане — на рябине (№ 17).

Сем. ***SCYTONEMATACEAE***

Tolypothrix byssoidea (Berk.) Kirchn. — Африка, о-в Борнео, Северная Америка, Западная Европа, Восточная Европа, Карелия, азиатская часть России. — На стволах деревьев, на отмершем дереве, реже на сырой земле и влажных скалах. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7—11), осине, березе, душекии.

Сем. ***PSEUDANABAENACEAE***

Leptolyngbya foveolarum (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Kom. — Африка, Северная Америка (США), Европа (Франция, Англия, Германия, Чехословакия, Австрия), Средняя Азия (Таджикистан), Россия, острова Северного Ледовитого океана. — В водоемах разного типа, на поверхности влажной почвы и в почвах, рисовых полях, на влажных известковых породах. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 8), осине.

Сем. ***PHORMIDIACEAE***

Phormidium autumnale (Ag.) Gom. — Африка, Северная Америка, Исландия, Гренландия, острова Северного Ледовитого океана, Западная Европа (по всей территории), Восточная Европа (Украина, европейская часть России), Кавказ, Средняя Азия, азиатская часть России, Монголия, Тропическая Азия. — В текучих водах, в разных типах почв, предпочтительно влажных, часто загрязненных, на стенах, стволах деревьев. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 10).

P. henningsii Lemm. — Германия, Грузия, Западная Сибирь. — В стоячих водах, на орошаемых водой скалах и в почвах, в оранжереях на сфагнах. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 9, 10).

Microcoleus vaginatus (Vauch.) Gom. — космополит. — В водоемах, на влажной земле, в разных типах почв. В Хамар-Дабане — на пихте, березе.

Отдел *BACILLARIOPHYTA*

Сем. ***BACILLARIACEAE***

Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. — космополит. — В водоемах различного типа, в том числе в горячих ключах, на влажной земле, в почве, стволах деревьев, на мхах. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 10, 11).

Отдел *EUSTIGMATOPHYTA*

Сем. ***EUSTIGMATACEAE***

Eustigmatos magnus (Boye-Pet.) Hibb. — космополит. — В луговых, горных, вулканических почвах, дюнах. В Хамар-Дабане — на пихте, ели, кедре (№ 5), березе, душекии, черемухе.

Отдел *XANTHOPHYTA*

Сем. ***PLEUROCHLORIDACEAE***

Pleurochloris lobata Pasch. — Западная Европа (северная и восточная Богемия), Московская, Иркутская области. — В почвах, чаще всего кислых лесных. В Хамар-Дабане — на осине.

P. commutata Pasch. — Европа, Средняя Азия, азиатская Россия. — В почвах (особенно горных), ставках, канавах, на заросших скалах среди мхов, в основании старых деревьев. В Хамар-Дабане — на пихте, рябине (№ 17).

Monodus subterranea Boye-Pet. — о-в Тикси, Восточная Европа (Румыния, Молдавия), Россия (по всей территории). — В разных почвах, на заросших мхами скалах. В Хамар-Дабане — на сосне.

Сем. *BOTRYDIOPSIDACEAE*

Botrydiopsis arhiza Borzi — космополит. — В водоемах, в сфагновых и торфяных болотах, почве, часто на стволах деревьев, их остатках, или разрушенных скалах. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 10), черемухе.

Сем. *CHARACIOPSIDACEAE*

Characiopsis minima Pasch. — Средняя Азия, Россия (Иркутская обл., Бурятия). — В водоемах, в лесных, горных, пустошных почвах. В Хамар-Дабане — на кедре (№ 5).

C. minutissima Pasch. — Россия (Бурятия). — В водоемах со стоячей водой, в лесных и луговых почвах. В Хамар-Дабане — на сосне.

Сем. *CENTRITRACTACEAE*

Bumilleriopsis peterseniana Visch. et Pasch. — Европа (Англия, Швеция, Дания, Чехословакия, Украина, Молдавия), Средняя Азия (Таджикистан), азиатская Россия (Иркутская область, Бурятия), Северная Корея. — В реках, болотах, почвах, аэрофитно на *Pinus densiflora.* В Хамар-Дабане — на сосне, кедре (№ 4, 5).

Сем. *TRIBONEMATACEAE*

Xanthonema monochloran (Ettl) Silva — Чехословакия, Молдавия, европейская часть России, Средняя Азия (Таджикистан), азиатская Россия (Иркутская обл.). — В лесных почвах, на стволах деревьев в горах, часто в кальциевых почвах. В Хамар-Дабане — на березе.

Отдел *CHLOROPHYTA*

Сем. *CHLAMYDOMONADACEAE*

Chlamydomonas atactogama Korsch. — космополит. — В загрязненных лужах и прудах, чаще в почвах различного типа. В Хамар-Дабане — на пихте, ели.

Сем. *MYRMECIACEAE*

Dictyochloropsis symbiontica Tsch.-Woess — Евразия (Австрия, Япония, Россия: Республика Коми, Иркутская обл.). — Аэрофильная свободноживущая (на *Picea abies*) водоросль и фикобионт многих лишайников, в почвах. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 8).

D. splendida Geitl. emend. Tsch.-Woess — Европа (Австрия, Россия: Республика Коми), Азия (Россия: Иркутская обл.). — Свободноживущая аэрофильная водоросль на гнилой древесине, фикобионт лишайников, в почвах. В Хамар-Дабане — на кедре (№ 4), тополе (№ 7, 9, 10, 11).

D. reticulata (Tsch.-Woess.) Tsch.-Woess — широко распространенный вид. — Аэрофильная свободноживущая водоросль и фикобионт многих лишайников. В Хамар-Дабане — на березе, душекии, рябине (№ 17).

Сем. *CHLORELLACEAE*

Elliptochloris bilobata Tsch.-Woess — Западная Европа (Австрия), восточная Европа (Украина), Северо-Западный Кавказ. — В почвах, фикобионт лишайников. В Хамар-Дабане — на сосне.

E. reniformis (S. Watanabe) Ettl et Gärtner — Восточная Европа (Украина), Япония, Папуа Новая Гвинея. — Лесные и дворовые почвы, поверхность камней. В Хамар-Дабане — на березе.

Chlorella vulgaris Beijer. — космополит. — В водоемах разного типа, в почве, на наземных субстратах, а также симбионт некоторых беспозвоночных. В Хамар-Дабане — на осине, березе.

Muriella terrestris Boye-Pet. — Западная Европа, о-в Исландия, Россия (по всей территории). — В почвах, аэрофитно на камнях. В Хамар-Дабане — на пихте, тополе (№ 11), березе.

Chlorolobion lunulatum Hind. — Восточная Европа (Словакия), Средняя Азия (Таджикистан), Россия (азиатская часть: южные отроги Сихотэ-Алиня). — Горные почвы. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 9).

Pseudococcomyxa simplex (Mainx) Fott — Европа (Чехия, Италия), азиатская Россия. — В разных типах почв, на поверхности камней, на стволах деревьев. В Хамар-Дабане — на пихте, кедровом стланике, тополе (№ 8, 9, 11), осине.

Keratococcus bicaudatus (A. Br.) Boye-Pet. — Европа, Антарктика, Австралия. — В почве и на различных влажных субаэрофильных субстратах. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 9), осине.

Scotiellopsis oocystiformis (Lund) Punč. et Kalina — Европа (Англия, Чехия), Западная Сибирь. — В торфяных болотах, почвах холмистых и горных районов, скалах, на влажных стенах построек. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7, 8).

S. terrestris (Reisigl) Punč. et Kalina — Европа (Австрия, Германия, Чехия, Италия, Республика Коми, Западная Сибирь). — В почвах и на снегу в горных районах. В Хамар-Дабане — на пихте, ели, кедре (№ 4, 6), кедровом стланике, тополе (№ 9), березе, черемухе, рябине (№ 17).

Halochlorella rubescens Dang. — Западная Европа (Франция), Россия. — В культуре морских водорослей, в почвах. В Хамар-Дабане — на пихте.

Сем. *RADIOCOCCACEAE*

Coccomyxa subglobosa Pasch. — Европа (Германия, Австрия, Чехия), Республика Коми, азиатская Россия, Япония, Океания (Новая Гвинея). — В почвах, в торфяных болотах на сфагнуме. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 11).

Coenochloris signiensis (Broady) Hind. — Исландия, Южные Оркнейские острова, Россия (Республика Коми). — В тундровых почвах, культуре напочвенных мхов. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 9, 11).

Сем. *NEOCHLORIDACEAE*

Bracteacoccus minor (Chod.) Petrová — космополит. — Повсеместно в почве, аэрофитно на *Typha* и на стволах деревьев. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 8, 11), рябине (№ 16).

Spongiochloris minor Chantanachat et Bold — Северная Америка (США), Средняя Азия (Туркмения, Таджикистан), Россия (Северо-Западный Кавказ, Республика Коми). — В пустынных и горных почвах. В Хамар-Дабане — на рябине (№ 16).

Сем. *PRASIOLACEAE*

Prasiolopsis ramosa Visch. — Европа. — На скалах, стволах деревьев. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 8, 9), осине.

Сем. *CHAETOPHORACEAE*

Apatococcus lobatus (Chod.) Boye-Pet. — космополит. — В почвах, обычная аэрофитная водоросль: на деревьях, камнях, скалах. В Хамар-Дабане — на сосне, тополе (№ 9, 10, 11), березе, рябине (№ 16).

Leptosira terrestris (Fritsch et John) Printz — Западная Европа (Англия), Восточная Европа (Украина, центральные районы России). — В различных почвах и на поверхности почв. В Хамар-Дабане — на черемухе.

Leptosira terricola (Bristol) Printz — широко распространен. — В разных типах почв, в водных культурах. В Хамар-Дабане — на кедре (№ 4).

Diplosphaera chodatii Bial. — космополит. — В почвах, на камнях, известковых скалах, стволах деревьев. В Хамар-Дабане — на душекии, черемухе.

Desmococcus olivaceus (Pers. ex Ach.) Laund. — космополит. — В почвах, на скалах, коре деревьев, голой древесине, кирпичных кладках строений и т. п. В Хамар-Дабане — на пихте, ели, кедре (№ 4, № 5), кедровом стланике, тополе (№ 7), рябине (№ 17).

Сем. *PLEURASTRACEAE*

Trebouxia arboricola Puym. — широко распространен. — На коре деревьев и других аэрофильных субстратах, фикобионт лишайников. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7, 8, 10, 11), душекии, рябине (№ 17).

Сем. *TRENTEPOHLIACEAE*

Trentepohlia aurea (Linné) Martius — широко распространен. — На скалах, старой древесине, мхах, стволах широколиственных деревьев, реже хвойных. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7, 8, 9), березе.

T. uncinata (Gobi) Hansg. — широко распространен в умеренной зоне в равнинных и горных районах. — На стволах деревьев, преимущественно у их основания. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 9, 10).

Printzina effusa (Kremp.) Thompson et Wujek — в странах с влажным климатом. — Во влажных местах, на каменистых и древесных субстратах. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 7).

Phycopeltis umbrina (Kütz.) Thompson et Wujek — очень широко распространен. — На стволах деревьев, досках, реже на скалах и железобетонных блоках. В Хамар-Дабане — на пихте, ели, сосне, кедре (№ 4, 5), кедровом стланике, тополе (№ 11), рябине (№ 16, 17).

Сем. *CHLOROKYBACEAE*

Chlorokybus atmophyticus Geitl. — широко распространен во влажных районах. — На почве и выработанных торфяниках, на фундаменте обелисков, шифере, на влажных мхах. В Хамар-Дабане — на сосне.

Klebsormidium flaccidum (Kütz.) Fott — космополит. — В почве, реже в воде, на скалах, камнях, стволах деревьев. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 8, 9, 11), осине, душекии, рябине (№ 17).

K. dissectum (Gay) Ettl et Gärtner — широко распространен. — В почвах, на влажных твердых субстратах. В Хамар-Дабане — на березе.

Stichococcus bacillaris Näg. — космополит. — В почве и на почве, камнях, кирпичных, деревянных стенах, полусгнившей древесине, реже в воде, на травянистых растениях и стволах деревьев. В Хамар-Дабане — на пихте, ели, сосне, кедре (№ 4), тополе (№ 8—11), душекии.

S. minutus Grintz. et Péterfi — широко распространен. — В почвах, на скалах, стволах деревьев и т. п. В Хамар-Дабане — на тополе (№ 11).

Как видно из приведенного списка, среди дендрофильных водорослей Хамар-Дабана доминируют зеленые водоросли — 34 вида (61 % от общего числа). Почти в 3 раза менее разнообразны синезеленые — 12 видов и желтозеленые — 7 видов (соответственно 22 и 13 %). По 1 виду отмечено из диатомовых и эустигматовых водорослей (4 % от общего числа).

По частоте встречаемости на разных породах и обилию ведущую роль играют колониальные, образующие пакеты клеток и нитчатые зеленые водоросли родов *Apatococcus*, *Desmococcus*, *Trentepohlia* и *Phycopeltis*. Это типичные обитатели наземных экотопов с широкой экологической амплитудой. Представители двух последних родов тяготеют к местам с повышенным увлажнением. Одной из специфических черт, характеризующих эпифитную альгофлору Хамар-Дабана, является обильное развитие водорослей. Они окрашивают стволы деревьев в красный цвет и, как правило, хорошо заметны невооруженным взглядом. Несколько меньшую роль из зеленых водорослей играют одноклеточные представители родов *Pseudococcomyxa*, *Scotiellopsis*, *Dictyochloropsis* и *Trebouxia*, а также нитчатые *Klebsormidium* и *Stichococcus*.

Еще одной характерной чертой дендрофильной альгофлоры Хамар-Дабан, отражающей особенности почвенно-растительных и климатических условий, является присутствие в доминантном комплексе на стволах хвойных пород желтозеленых и эустигматовых водорослей из родов *Pleurochloris* и *Eustigmatos*. Это одноклеточные шаровидные организмы, известные как типичные обитатели лесных и горных почв.

На коре хвойных пород найден 21 вид: зеленых — 13 видов (62 % от общего числа), желтозеленых — 5 (24 %), синезеленых — 2 (9 %) и эустигматовых — 1 вид (5 %). Основной вклад в разнообразие вносят зеленые водоросли. Их представители — *Scotiellopsis terrestris*, *Desmococcus olivaceus*, *Phycopeltis umbrina*, *Stichococcus bacillaris* наряду с *Eustigmatos magnus* — составляют комплекс доминантов. На всех хвойных породах отмечены *Desmococcus olivaceus*, *Phycopeltis umbrina*, *Stichococcus bacillaris*. Обычны в составе альгосинузий желтозеленые водоросли — *Bumilleriopsis peterseniana*, *Pleurochloris commutata*, *Monodus subterranea*, *Characiopsis minima*, *C. minutissima*. Интересная особенность водорослей, обитающих на стволах хвойных, — наличие в клетках большого количества капель масла. При пересевах культур его содержание заметно уменьшается. Синезеленые водоросли единичны на коре хвойных, отмечены дважды в прикомлевой зоне (на сосне — *Chroococcus minor*, на пихте — *Microcoleus vaginatus*).

Таксономическое разнообразие водорослей на коре лиственных пород значительно шире. Выявлено 42 вида: зеленых — 26 видов (62 % от общего числа видов), синезеленых — 11 (26 %), желтозеленых — 4 (9 %) и эустигматовых и диатомовых водорослей — по 1 виду (3 %). Комплекс доминантов включает синезеленые: колониальные — *Nostoc linckia*, *N. punctiforme* и нитчатые — *Tolypothrix byssoidea*, иногда *Calothrix elenkinii*, а также зеленые водоросли, образующие пакеты клеток, *Apatococcus lobatus*, *Prasiolopsis ramosa* и нитчатые представители родов *Trentepohlia* и *Phycopeltis*. В качестве субдоминантов выступают одноклеточные зеленые водоросли, такие как *Trebouxia arboricola*, *Scotiellopsis terrestris*, *Bracteacoccus minor* и другие. При благоприятных условиях в местах с нарушенным или обнаженным почвенным покровом на стволах массово развивается типично почвенный вид диатомовых *Hantzschia amphioxys*. Роль желтозеленых и эустигматовых водорослей в альгокомплексах на стволах лиственных пород заметно меньше по сравнению с таковой на стволах хвойных. Здесь отмечены *Pleurochloris lobata*, *P. commutata*, *Botrydiopsis arhiza*, *Xanthonema monochloron* и *Eustigmatos magnus*.

В Прибайкалье только в условиях Хамар-Дабана на стволах деревьев найдены следующие виды: *Microcoleus vaginatus*, *Xanthonema monochloron*, *Elliptochloris reniformis*, *Coenochloris signiensis*, *Chlorokybus atmophyticus*, *Keratococcus bicaudatus*, *Prasiolopsis ramosa*, *Trentepohlia uncinata*, *Printzina effusa*. Эти организмы в большинстве своем предпочитают влажные места обитания. Поэтому вполне объяснимы находки их в исследованном районе.

Из общего числа рассмотренных видов водорослей-эпифатов 87 % известны как распространенные в Евразии обитатели почв. Естественно предположить, что эпифитные альгосинузии формируются в большей степени за счет представителей почвенной альгофлоры и в какой-то мере отражают экологические условия в биогеоценозах. Так, исследования почвенных водорослей лесных биогеоценозов Южного Прибайкалья (Дутина и др., 1991; Судакова, Егорова, 2003) выявили, что в кедровых и еловых лесах преобладают зеленые и желтозеленые водоросли. Подчиненное положение занимают синезеленые и диатомовые. В березовых и тополевых лесах увеличивается вклад синезеленых, повышается разнообразие диатомовых водорослей. Роль зеленых и желтозеленых в лиственных лесах ниже по сравнению с хвойными лесами. Таким образом, характер экотопического распределения эпифитных водорослей во многом сходен с таковым почвенных водорослей лесных биогеоценозов.

Химический анализ водных экстрактов верхнего слоя коры (табл. 2) показал, что ее pH преимущественно находится в области сильно-, средне- и слабокислых значений (градация кислотности приводится с учетом классификации, применяемой для почв), что в целом соответствует характеру биогеохимической провинции (Виноградов, 1993).

Из данных табл. 2 видно, что в экстрактах коры тополя довольно высоки концентрации минеральных веществ при значениях кислотности, близких к нейтральным. Следует отметить, что в коре березы, рябины и душекии также достаточно высоко содержание минеральных веществ при среднекислых значениях pH. На этих породах (тополь, береза, рябина, душекия) в комплекс дендрофильных альгосинузий входят синезеленые водоросли. Они, как известно, отличаются высокой потребностью в кальции, магнии, калии и приуроченностью к менее кислым субстратам, где интенсивнее протекают процессы минерализации (Алексахина, Штина, 1984).

Из хвойных пород по обогащенности питательными веществами выделяется кора пихты, для нее же зафиксировано и наибольшее разнообразие дендрофильных водорослей. Низкие значения кислотности, высокая фитонцидность хвойных пород, а также черемухи ограничивают развитие многих эпифитов. Поэтому комплекс эпифитных альгосинузий представлен на них в основном зелеными и желтозе-

ТАБЛИЦА 2

Концентрация ионов (мг/кг сухого веса) минеральных веществ и кислотность водных экстрактов коры деревьев и кустарников

Порода	K^+	Na^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	SO_4^{2-}	pH
			Средние значения			
Пихта	10.9 ± 0.50	0.2 ± 0.03	4.5 ± 0.60	1.6 ± 0.03	8.5 ± 0.83	4.1
Ель	1.9 ± 0.27	0.3 ± 0.01	2.3 ± 0.21	0.5 ± 0.04	12.1 ± 0.78	4.0
Кедр	2.5 ± 0.18	0.3 ± 0.01	1.4 ± 0.17	0.4 ± 0.01	7.3 ± 1.07	3.7
Кедровый стланик	5.4 ± 0.82	0.2 ± 0.01	2.4 ± 0.05	0.9 ± 0.01	7.5 ± 0.12	4.1
Сосна	0.8 ± 0.07	0.4 ± 0.02	2.3 ± 0.06	0.4 ± 0.03	4.7 ± 0.21	3.8
Тополь	4.6 ± 0.25	1.5 ± 0.13	12.9 ± 1.46	4.3 ± 0.05	14.5 ± 1.13	6.6
Береза	2.8 ± 0.03	0.5 ± 0.13	1.8 ± 0.03	0.7 ± 0.02	20.4 ± 0.19	5.0
Душекия	11.9 ± 0.15	0.1 ± 0.03	2.8 ± 0.56	1.1 ± 0.03	7.2 ± 0.47	4.7
Черемуха	3.1 ± 0.27	0.5 ± 0.14	5.9 ± 1.42	0.8 ± 0.01	6.2 ± 0.50	4.1
Рябина	5.7 ± 0.08	0.4 ± 0.03	6.1 ± 0.05	2.2 ± 0.03	5.7 ± 0.09	4.5

Примечание. Для осины непосредственно в пробах коры, взятых на Хамар-Дабане, измерений не проводилось. По данным для других территорий Прибайкалья, кислотность экстрактов коры осины pH = 5.0 ± 0.12, а концентрация ионов минеральных веществ близка таковой тополя.

леными водорослями, способными существовать в достаточно широком диапазоне кислотности и при относительной бедности субстрата питательными веществами.

Широкой экологической амплитудой отличаются представители родов *Eustigmatos*, *Scotiellopsis*, *Apatococcus*, *Desmococcus*, *Trentepohlia*, *Stichococcus*. Они найдены как на лиственных, так и на хвойных породах.

Заключение

На основании приведенных материалов можно сделать следующие выводы.

1. На стволах деревьев и кустарников в Хамар-Дабане развиты типичные эпифитные альгосинузии с явным преобладанием видов из отдела зеленых водорослей.

2. Различия в организации дендрофильных альгосинузий хвойных и лиственных пород, вероятно, объясняются как общими структурными различиями организации наземной альгофлоры хвойных и лиственных лесов, так и усилением влияния на эпифитные водоросли химизма коры. В целом подобная организация дендрофильных альгосинузий характерна и для других территорий Прибайкалья (Егорова, Судакова, 2003; Егорова, 2004).

3. Дендрофильная альгофлора Хамар-Дабана подчиняется общим закономерностям организации водорослевых сообществ на стволах деревьев и кустарников. Вместе с тем она имеет и характерные черты, отражающие специфику почвенно-растительных и климатических условий.

Благодарности

Выражаю благодарность А.С. Плешанову за постановку темы исследования и редакционные замечания при подготовке статьи, Е. А. Судаковой за консультативную помощь при работе с альгологическим материалом, Л. В. Дударевой и О. В. Шергиной за содействие в выполнении аналитических работ.

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М., 1984. 149 с.

Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). СПб., 1998. 351 с.

Атлас Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область). М., 1967. 176 с.

Водоросли. Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Воронкова Е. А. Эпифитные водоросли на *Betula pendula* (*Betulaceae*) и *Tilia cordata* (*Tiliaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 40—43.

Виноградов А. П. Избранные труды. Геохимия изотопов и проблемы биогеохимии. М., 1993. 236 с.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Синезеленые водоросли. М., 1953. Вып. 2. 652 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Определитель пресноводных водорослей СССР. Зеленые водоросли. Класс вольвоксовые. *Chlorophyta*: *Volvocineae.* М.; Л., 1959. Вып. 8. 231 с.

Дубовик И. Е. Состав и распространение эпифитных водорослей урбанизированных территорий // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда Рус. бот. о-ва (18—22 августа 2003 г. Новосибирск—Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 1. С. 95—96.

Дутина О. П., Судакова Е. А., Захурнаева Н. Н. Почвенные альгосинузии лесных сообществ Прибайкалья // Рациональное использование и охрана растительных ресурсов Центральной Сибири. Иркутск, 1991. С. 38—48.

Егорова И. Н. Разнообразие синезеленых водорослей на коре деревьев и экологические аспекты их развития в Южном Прибайкалье // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: Матер. Всерос. науч. конф. с международным участием 7—10 сентября 2004 г. Улан-Удэ, 2004. Ч. I. С. 132—134.

Егорова И. Н., Судакова Е. А. Эпифитные водоросли в составе древесных и кустарниковых фитоценозов Присаянья // Структура и функционирование экосистем Байкальского региона: Матер. регион. науч.-практ. конф. 24 октября 2002 г. Улан-Удэ, 2003. С. 32—34.

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. М.; Л., 1938. Вып. 1. 974 с.

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. М.; Л., 1949. Вып. 2. 1908 с.

Епова Н. А. К характеристике пихтовой тайги Хамар-Дабана // Тр. НИИ Бурят. компл. НИИ СО АН СССР. 1960. Вып. 4. С. 141—163.

Епова Н. А. Характеристика тополевых лесов (*Populus suaveolens* Fisch.) юго-восточного побережья Байкала // Изв. Вост-Сиб. ГО СССР. 1962. Т. 60. С. 39—55.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли. М., 1951. Вып. 4. 619 с.

Летзаар Л. И. Об эпифитной алгофлоре населенных пунктов // Ежегодник общества испытателей при АН Эст. ССР. 1962 (1963). Т. 55. С. 54—78.

Матвієнко О. М., Догадіна Т. В. Визначник прісноводих водоростей УРСР. Жовтозелені водорості — *Xanthophyta.* Киев, 1978. Вып. 10. 512 с.

Мельникова В. В. Эпифитные водоросли ореховой и кленовой формации Таджикистана // Доклады АН Тадж. ССР. 1954. № 13. С. 21—22.

Методы биохимического исследования растений / Под ред. А. И. Ермакова. Л., 1987. 430 с.

Мошкова Н. А., Голлербах М. М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Зеленые водоросли. Класс улотриксовые. Порядок улотриксовые. Л., 1986. Вып. 10. 360 с.

Обухов А. И., Плеханова И. О. Атомно-абсорбционный анализ в почвенно-биологических исследованиях. М., 1991. 184 с.

Растительность хребта Хамар-Дабан. Новосибирск, 1988. С. 5—31.

Судакова Е. А., Егорова И. Н. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов Иркутской области // Структура и функционирование экосистем Байкальского региона: Матер. регион. науч.-практ. конф. (24 октября 2002 г.). Улан-Удэ, 2003. С. 141—142.

Типы лесов гор Южной Сибири / Смагин В. Н., Ильинская С. А., Назимова Д. И., Новосельцева И. Ф., Чередникова Ю. С. Новосибирск, 1980. 336 с.

Урбанавичене И. Н. Экология эпифитных лишайников, произрастающих на *Abies sibirica* в Южном Прибайкалье // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 80—90.

Akijama M. Надземные и подземные водоросли в районе Сан, о-в Хонсю // Bull. Shimane Univ. (Nature Soc.). 1961. N 10. C. 75—89.

Akijama M. Some aerial and soil algae from the Ryukyu islands // Bull. Shimane Univ. (Nature Soc.). 1970. Vol. 3.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. — *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1988. Suppl. 80. H. 1—4. P. 327—472.

Anagnostidis K., *Komárek J.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 5. — *Stigonematales* // Ibid. 1990. Suppl. 86. P. 1—73.

Barkman J. J. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Assen, Netherlands van Gorcum Co N. Y., 1958. 628 p.

Ettl H., *Gärtner G.* Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart, 1995. 680 S.

Foerster J. W. Экология горных тропических мшистых лесов Пуэрто-Рико. 14. Водоросли Пико дель Эсте // J. Arnold Arboretum. 1971. Vol. 52. N 1. P. 86—109.

Komárek J., *Anagnostidis K.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1986. Suppl. 73. H. 2. P. 157—226.

Komárek J., *Anagnostidis K.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. — *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1989. Suppl. 82. H. 3. P. 247—345.

Thompson R. H., *Wujek D. E. Trentepohliales*: *Cephaleuros*, *Phycopeltis* and *Stomatochroon.* Morphology, taxonomy and ecology. Enfield, New Hampshire, USA. 1997. 149 p.

Wylie P. A., *Schlichting H. E.* A floristic survey of corticolous subaerial algae in North Carolina // J. E. Mitchtl Sci. Soc. 1973. Vol. 89. N 3. P. 179—183.

SUMMARY

The epiphyte tree bark algae of the Khamar-Daban Range (Cisbaikalia) include 56 species. Their distribution among tree species and ecological distribution are discussed. Most species are facultative epiphytes with wide range.

УДК 582.736

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© Т. И. Плаксина, И. В. Шаронова

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *MEDICAGO CANCELLATA* (*FABACEAE*) В ЗАВОЛЖЬЕ

T. I. PLAKSINA, I. V. SCHARONOVA. ON THE DISTRIBUTION OF *MEDICAGO CANCELLATA* (*FABACEAE*) IN TRANSVOLGA REGION

Самарский государственный университет
443011 Самара, ул. Акад. Павлова, 1
Тел. (846) 334-54-43
E-mail: sima50@yandex.ru
Поступила 19.12.2005
Окончательный вариант получен 16.10.2006

Приведены новые места произрастания редкого для России вида — *Medicago cancellata* Bieb. в Заволжье.

Ключевые слова: редкий вид, *Medicago cancellata*, каменистая степь, флора, Заволжье, Сырт, памятник природы.

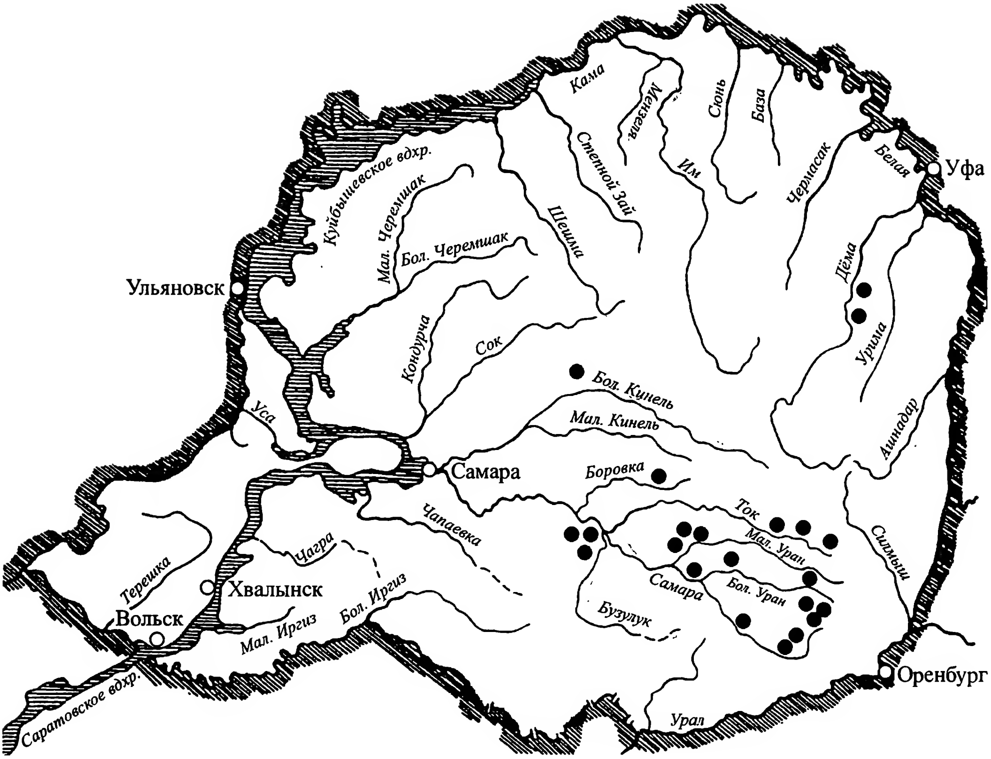
Medicago cancellata Bieb. относится к числу охраняемых растений на территории России. Вид занесен в Красную книгу РСФСР (1988) с указанием о произрастании его в немногих пунктах на Ставропольской возвышенности. Во «Флоре европейской части СССР» (1987) указаны местонахождения вида на Нижнем Доне и Нижней Волге. К сожалению, в фундаментальных флористических источниках нет сведений о произрастании вида в Заволжье. Вместе с тем в наших публикациях (Плаксина, 1998, 2001) и в более ранних работах вид отмечен в Заволжье, на Сыртовой возвышенности и в отдельных пунктах в Высоком Заволжье (Бугульмино-Белебеевская возвышенность). Самым первым источником такой информации следует считать флористическую сводку Д. Э. Янишевского «Материалы для флоры Бузулукского уезда Самарской губернии» (1898), где автор обозначил территорию распространения вида от р. Ток до р. Малый Уран и правый коренной берег р. Самары, лежащий между ними. «Мергелистые склоны по правым сторонам рек Ток и Малый Уран представляют ту же картину, что и вышеописанные склоны по правой стороне Самарки. На более крутых местах находится редкая степная растительность, а более пологие места покрыты типчаком. Везде встречаются ковыли (*Stipa pennata*, *S. lessingiana*, *S. capillata*)... Везде мною встречены были: *Hedysarum grandiflorum*, *H. razoumovianum*, *Medicago cancellata*, *Ephedra vulgaris*» (Янишевский, 1898 : 8). И более конкретно Янишевский указывает населенные пункты, где были сделаны наблюдения и сборы вида: «По южным склонам (Игнашкино, Гаврилово-Архангельское, Верхнее Ильяскино, Могилевские хутора, Бузулук)» (Янишевский, 1898 : 21). Не все пункты, указанные Янишевским, присутствуют на современных географических картах и атласах.

В Гербарии Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН РАН (МНА) хранятся два образца вида, собранные около г. Бузулука Д. Янишевским (01 VI 1914), а также Беляковым и Ростовцевым (06—08 VI 1914). Ботаник Куйбышевского ботанического сада А. Ф. Терехов отмечал вид для Самарской области: «У нас — редко — по склонам и степным местам» (Терехов, 1969 : 132).

Современные материалы по флоре Заволжья показывают, что вид растет в окрестностях д. Курманаево Давлекановского р-на Башкирии (Определитель.., 1989). Наши экспедиции подтверждают это местопроизрастание. Кроме того, мы отмечаем новое местонахождение вида в Альшеевском р-не Башкирии на горе Туктаровка, что находится южнее горы Ярыш-Тау по р. Деме (сборы Т. Плаксиной, 1983). В Самарской обл. находки вида были сделаны около г. Похвистнево на горе Копейка по правому коренному берегу р. Большого Кинеля Головиным и Плаксиной в 1987 г., в Борском р-не в верховьях р. Мойки на левом коренном берегу недалеко от с. Покровка Н. Ильиной, по степным холмам и вдоль автомагистрали около с. Старая Таволжанка Плаксиной в 2005 г.

В 2001—2005 гг. мы провели инвентаризацию флоры Западного Оренбуржья и выявили произрастание вида на территории бассейна р. Самары. Сыртовая возвышенность, расположенная севернее р. Самары, до р. Боровки сложена древними верхнепермскими отложениями татарского яруса, обогащенного песком на поверхности материнских пород. Эти породы слагают правые берега рек, высота которых составляет от 250 до 390 м, а в отдельных точках достигает 405 м над ур. м. На таких возвышенностях сформировалась каменистая степь (Спрыгин, 1934, 1941; Крашенинников, 1951), представляющая собой разнотравно-типчаково-ковыльную формацию. Экологические условия складываются здесь таким образом, что почва и растения испытывают дефицит влаги (атмосферные осадки быстро стекают по склонам), воздействие солнечной инсоляции и постоянной ветровой деятельности. На изреженном травяном покрове в составе злаков доминируют ковыли, главным образом *Stipa pulcherrima* C. Koch, местами *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pennata* L. спускается по склонам, занимая более увлажненные места; *Festuca valesiaca* Gaud. выступает как субдоминант или доминирует, такое же положение отмечается для *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, участками (изредка) он создает овсецовую степь; всегда в составе каменистой степи присутствуют злаки: *Koeleria sclerophylla* P. Smirn. и *Agropyron pectinatum* (Bieb.) P. Beauv. Из осок можно отметить два вида: *Carex pediformis* C. A. Mey. и *C. supina* Wahlenb.

Разнотравье на каменистых степях, где произрастает *Medicago cancellata* Bieb., очень богато видами, среди которых много реликтов и эндемиков, в том числе видов, занесенных в Красную книгу СССР (1984), Красную книгу РСФСР (1988) и региональные Красные книги (Красная книга Башкирской АССР, 1984; Красная кни-



Местонахождения *Medicago cancellata* Bieb. в Заволжье (обозначены затемненным кружком).

га Оренбургской области, 1998; Плаксина, 1998): *Ephedra distachya* L., *Allium lineare* L., *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., *Iris pumila* L., *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch, *Arenaria koriniana* Fisch. ex Fenzl, *Dianthus leptopetalus* Willd., *Alyssum lenense* Adams, *Astragalus tenuifolius* L., *A. wolgensis* Bunge, *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *H. razoumovianum* Fisch. et Helm, *Linum uralense* Juz., *Trinia hispida* Hoffm., *Ferula caspica* Bieb., *Rindera tetraspis* Pall., *Onosma polychroma* Klok. ex M. Pop., *Thymus bashkiriensis* Klok. et Shost., *Tanacetum uralense* (Krasch.) Tzvel., *Artemisia salsoloidės* Willd., *Jurinea ewersmannii* Bunge, *J. multiflora* (L.) B. Fedtsch., *Centaurea ruthenica* Lam., *Tragopogon dasyrrhynchus* Artemcz., *Scorzonera austriaca* Willd. Кроме того, всегда в большом обилии на каменистых степях произрастает *Crinitaria villosa* (L.) Grossh.

Общее число видов каменистых степей достигает 70—75, а с учетом понижения рельефа по степным склонам — более 100 видов.

На указанном выше пространстве сырта были сделаны многочисленные описания ассоциаций, проведен сбор растений во многих местах, преимущественно по рекам. На рисунке показаны местонахождения *Medicago cancellata* Bieb. в направлении от нижнего течения рек к верхнему. Многие находки вида относятся к природоохранным территориям — памятникам природы (п. п.) Оренбургской обл. (Геологические.., 2000; Зеленая.., 1996).

Ниже приводятся местонахождения *Medicago cancellata* в Оренбургской обл., на Сыртовой возвышенности.

Р. Боровка: Грачевский р-н, каменистые степи в 3—5 км к востоку от с. Петро-Херсонец. **Р. Ток** и его притоки: Бузулукский р-н, коренной берег вблизи г. Бузулука рядом с автотрассой; Красногвардейский р-н: степные холмы в 1 км к северу от с. Старобогдановки; в 2—3 км к востоку от с. Староюлдашево; Утеевская гора (п. п.) по р. Турганник в 1 км к северо-западу от с. Утеево; каменистая степь в 1 км к северу от с. Старобогдановки; Александровский р-н: степные холмы в 5 км к юго-востоку от с. Новодмитриевка. **Р. Малый Уран:** Красногвардейский р-н: каменистая степь на горе Меркедоновка (п. п.) в 5 км к юго-западу от с. Кинзелька; степные склоны горы Ванякина Шишка (п. п.) в 3 км к юго-западу от с. Степного; степные склоны в ур. Седловатка (п. п.) в 1.5 км к юго-западу от с. Яшкино. **Р. Большой Уран** и его притоки: Сорочинский р-н: каменистая степь в урочище Красные Камни (п. п) в 2.5 км к юго-востоку от с. Первокрасного; Переволоцкий р-н: каменистая степь в урочище Бакаэл, Самангульские Красные Камни (п. п.) в 3.5 км на северо-восток от с. Кунакбай; степные холмы на правом берегу р. Гусихи в 3 км к северо-северо-востоку от с. Камышевка. **Р. Самара:** Сорочинский р-н: степные холмы в 5 км к северу от г. Сорочинска; Новосергиевский р-н: каменистая степь на горе Царский Дар (п. п.) в 1 км на северо-запад от с. Степной Маяк; верховье р. Самары: Переволоцкий р-н: каменистая степь на Адамовой горе (п. п., 391 м) в 5 км на юго-восток от с. Адамовка; степные склоны горы Крутые Шишки (п. п.) в 2.5 км на восток от с. Филипповки; степные склоны на горе Медвежий Лоб (п. п., 405.3 м — самая высокая отметка рельефа) в 2 км к северу от с. Араповка; степные склоны Кувайской степи (п. п.) в 2.5 км западнее с. Сенное (правый берег р. Сенной).

Сыртовая возвышенность, простирающаяся к юго-западу от р. Самары и лежащая в Бузулукском р-не Оренбургской обл., с переходом в Самарскую обл. (Борский р-н) имеет другое сложение. Здесь на дневную поверхность выходят триасовые отложения, сложенные железистыми песчаниками и часто скрытые почвенным покровом и травянистой растительностью. Самыми заметными в этой части сырта являются карьер около с. Староалександровки, а также степные холмы в пределах овражных балок на всем протяжении Бузулукского р-на с переходом на юго-восток Борского р-на Самарской обл.: верховья р. Мойки, среднее и нижнее течение р. Сухой Таволжанки.

Таким образом, материалы, полученные разными исследователями, включая наши, свидетельствуют о том, что вид широко распространен на Сыртовой возвышенности, хорошо вегетирует и плодоносит.

Весьма желательно включить в «Красную книгу России» северную дизъюнктивную часть ареала *Medicago cancellata* Bieb., лежащую в Заволжье, которая зарегистрирована ботаниками еще с XIX в.

Новые сборы вида, сделанные сотрудниками Самарского государственного университета в разных пунктах Заволжья, переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), а также хранятся в Гербарии Самарского государственного университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геологические памятники природы Оренбургской области / А. А. Чибилев, Г. Д. Мусихин, В. П. Петрищев и др. Оренбург, 2000. 400 с.

Зеленая книга Оренбургской области. Кадастр объектов Оренбургского природного наследия. Оренбург, 1996. 260 с.

Красная книга Башкирской АССР. Уфа, 1984. 200 с.

Красная книга Оренбургской области. Оренбург, 1998. 176 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. М., 1984. 480 с.

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Географические работы. М., 1951. С. 132—169.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. Ч. I. 316 с.; Ч. II. 1989. 375 с.

Плаксина Т. И. Редкие, исчезающие растения Самарской области. Самара, 1998. 272 с.

Плаксина Т. И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. 388 с.

Рябинина З. Н. Редкие виды растений Оренбургской области и их охрана. Екатеринбург, 1995. 108 с.

Спрыгин И. И. Выходы пород татарского яруса пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе кальцефильных растений // Сов. бот. 1934. № 4. С. 61—74.

Спрыгин И. И. Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1941. Вып. I. С. 293—313.

Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 193.

Янишевский Д. Э. Материалы для флоры Бузулукского уезда Самарской губернии // Тр. О-ва естествоиспыт. при Императ. Казан. ун-те. Казань, 1898. Вып. 2. С. 1—56.

SUMMARY

New localities of *Medicago cancellata* Bieb., a rare species to Russia, are cited.

УДК 582.675.1

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© О. Е. Сушенцов

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *PULSATILLA* (*RANUNCULACEAE*) НА УРАЛЕ

O. E. SUSHENTSOV. POPULATION STRUCTURE OF *PULSATILLA* (*RANUNCULACEAE*) SPECIES IN THE URALS

Ботанический сад УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Тел. 210-38-59
Факс (343) 210-38-59
E-mail: olegsush@mail333.com

Поступила 17.07.2006

Изучены видовой состав рода *Pulsatilla* на территории Урала и изменчивость таксономических признаков видов. Обнаружены популяции 2 видов — *P. patens* (L.) Mill. s. str. и *P. uralensis* (Zamels) Tzvel. (=*P. flavescens* (Zuccar.) Juz.). Показано, что хотя между видами и наблюдаются значимые различия по большинству изученных признаков, диапазоны значений признаков различных видов в значительной степени перекрываются. На границе распространения *P. patens* и *P. uralensis* обнаружена полоса переходных популяций, обладающих промежуточными значениями признаков между данными видами. Выявлена неоднородность популяций в пределах каждого вида; они распадаются на несколько групп популяций, различающихся по морфологическим признакам и имеющих различное распространение на Урале.

Ключевые слова: *Pulsatilla patens*, *P. uralensis*, популяции, Урал, гибридизация.

В настоящее время все более остро встает вопрос о сохранении редких и исчезающих видов, однако степень изученности разнообразия, распространения и структуры популяций многих из редких растений остается слабой. В связи с этим нами была изучена изменчивость морфологических признаков в популяциях видов *Pulsatilla* в Уральском регионе. Специальных работ по уральским популяциям прострелов до сих пор не проводилось, различные авторы указывают для региона от 2 до 4 видов. Кроме того, таксономия секции *Patentes* Aichele et Schweg., к которой относится большинство приписываемых Уральскому региону видов прострелов, до настоящего времени не разработана. Подавляющее большинство авторов

(Юзепчук, 1937; Ворошилов, 1966; Петровский, 1971; Положский, Ревардатто, 1976; Тимонина, 1993; Луферов, Стародубцев, 1995; Цвелёв, 2001, и др.) разделяют секцию на 5—7 видов, однако ряд авторов (Крылов, 1931; Попов, 1957; Сергиевская, 1964; Пешкова, 1979; Павлова, 1990) рассматривают секцию как единый полиморфный вид *P. patens* s. l.

Материал и методика

Сбор материала проводился в 26 популяциях в 2003—2005 гг. В одной из популяций, в районе г. Усть-Катав, сбор материала производился дважды — в 2004 и 2005 гг. В каждой популяции производилась гербаризация генеративных побегов, в период цветения в мае—начале июня, и вегетативных органов в период плодоношения в конце июня—начале июля, что связано с неодновременностью развития вегетативных и генеративных органов у изучаемых видов. Для исследования брали только растения в генеративном периоде. В том случае, если в популяции встречались растения с различной окраской цветка, производилось маркирование растений.

Район исследования охватывал Южный, Средний и Северный Урал, включая территории Оренбургской, Челябинской, Пермской, Свердловской областей и республики Башкортостан (рис. 1).

Изучена изменчивость 6 признаков: окраски цветка, числа зубцов на листе, ширины конечной дольки листа, наличия и длины черешочков центральной доли, наличия и длины черешочков боковых долей, фактора формы листа.

Всего было исследовано 619 растений. На каждом растении, в зависимости от виталитета, проводилось измерение от 2 до 5 листьев. Таким образом, всего было измерено 2128 листьев.

Определение окраски цветков проводилось в момент сбора материала, что связано с изменением окраски цветка в процессе сушки. Выделялись 4 генетически детерминированные (Павлова, 1990) типа окраски цветка: синий, желтый, белый, розовый. Изменчивость интенсивности окраски в пределах типа не учитывалась.

Измерение всех признаков листа проводилось на гербарном материале. В случае, если лист был деформирован в процессе гербаризации, проводились размачивание листа, расправление и последующая сушка. Измерения в этом случае проводились на высушенном материале. Лист сканировали и измерения проводились на электронном изображении с помощью программы SIMAGIS MesoPlant. Для установки масштаба использовалась миллиметровая бумага, сканируемая вместе с листом.

Число зубцов подсчитывалось отдельно для каждой доли, после чего результат суммировался. Ширина конечной дольки листа измерялась на центральной дольке каждой доли, после чего высчитывалось среднее. Наличие черешочков долей определялось визуально.

Фактор формы является мерой рассеченности листа, что позволило формализовать данные о рассеченности листьев и получить количественные значения рассеченности листьев у разных видов для сравнения. Для данной группы растений фактор формы (F) применяется впервые. Он определялся как отношение периметра эквивалентного по площади круга к периметру листа:

$$F = \frac{2 \cdot \sqrt{\pi \cdot S}}{P},$$

где S — площадь, а P — периметр листа.

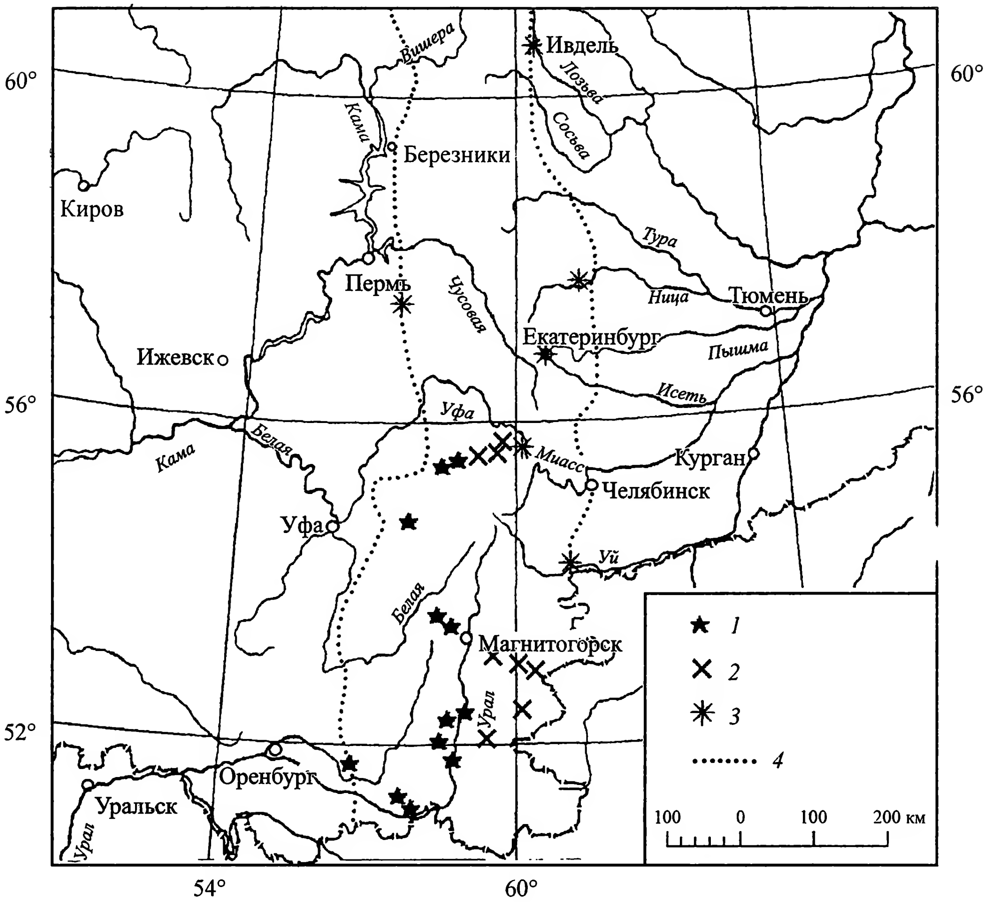


Рис. 1. Географическое положение изучаемых популяций рода *Pulsatilla*.
1 — *Pulsatilla patens*, *2* — переходные популяции, *3* — *P. uralensis*, *4* — граница Уральской физико-географической страны.

Статистическая обработка результатов проводилась в программе Statistica версии 6.0. Во всех вариантах анализа уровень значимости принимался равным 5 %.

Для анализа комплекса признаков использовался дискриминантный анализ. Для классификации популяций производилось построение дендрограмм методом Варда кластерного анализа на основе матрицы квадратов расстояния Махалонобиса. Во всех случаях в качестве образца брали усредненные данные по растению.

Для расчета описательных статистик по видам и группам популяций использовались усредненные данные по растениям без учета принадлежности к конкретным популяциям.

Результаты и обсуждение

В ходе проведения исследований нами были обнаружены только 2 вида прострелов: *P. patens* (L.) Mill. s. str. и *P. uralensis* (Zamels) Tzvel. (=*P. flavescens* (Zuccar.) Juz.). Кроме популяций этих 2 видов были обнаружены переходные популяции между ними (рис. 2), которые нельзя было отнести к какому-либо виду.

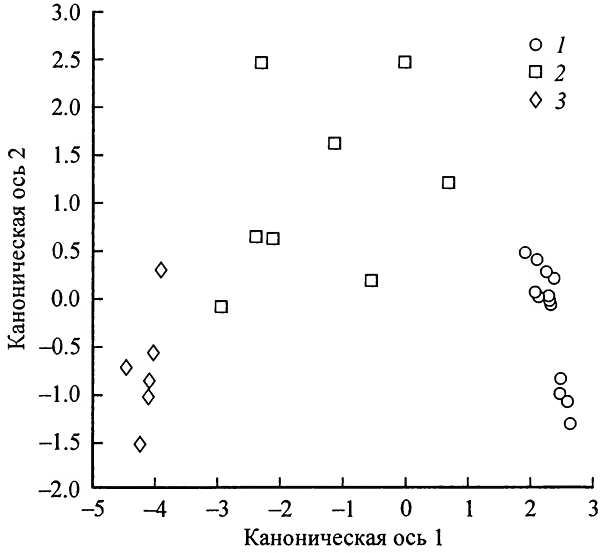


Рис. 2. Положение центройдов исследованных популяций в пространстве 1- и 2-й канонических осей. *1* — *Pulsatilla patens*, *2* — переходные популяции, *3* — *P. uralensis*.

На Урале распространение *P. patens* охватывает Оренбургскую обл., южные и западные районы Челябинской обл., бо́льшую часть территории республики Башкортостан, южные и западные районы Пермской обл. *P. uralensis* произрастает в Свердловской обл., в центральных и северных частях Челябинской обл., восточной части Пермской обл. Переходные популяции располагались полосой по границе между «чистыми» видами примерно по линии Карталы—Магнитогорск—Сатка (рис. 1).

По-видимому, в формировании переходных популяций участвовали оба вида прострелов, что не позволяет отнести переходные популяции к какому-либо виду, а заставляет выделить их наравне с «чистыми» видами.

Таким образом, все изучаемые популяции можно разделить на 3 группы: *P. patens*, *P. uralensis* и переходные.

Различия между видами по комплексу признаков статистически значимы. Кроме того, значимые различия наблюдаются по каждому из мерных признаков: числу зубцов на листе, ширине конечной дольки листа и фактору формы листа. Четкие различия также наблюдаются по окраске цветка: у *P. patens* цветки сине-фиолетовые, у *P. uralensis* — желтые, а переходные популяции полихромны по окраске цветка: в них встречаются растения с сине-фиолетовой, желтой и белой окраской цветка (табл. 1).

В то же время наблюдается значительное перекрывание диапазонов значений признаков у изученных видов (табл. 1). Можно видеть, что наибольшие различия наблюдаются между *P. patens* и *P. uralensis*, а переходные популяции значимо не отличаются от *P. patens* ни по одному признаку, однако отличия по комплексу признаков статистически значимы ($p < 10^{-20}$ при включении признаков окраски цветка и черешочков долей в дискриминантный анализ и $p = 0.0198$ при включении только количественных признаков).

В целом полученные данные свидетельствуют в пользу мнения о необходимости разделения секции *Patentes* на отдельные таксоны и выделения *P. patens* и *P. uralensis* в ранге видов и не согласуются с точкой зрения ряда исследователей,

ТАБЛИЦА 1

Значения признаков различных видов прострелов

Показатели	*Pulsatilla patens*	Переходные популяциия	*Pulsatilla uralensis*
	Окраска цветка		
	Синяя	Синяя, желтая, белая, розовая	Желтая
	Число зубцов на листе		
Среднее	22.4 ± 0.29	23.8 ± 0.42	33.4 ± 0.73
Доверительный интервал	21.8—23.0	22.9—24.61	31.9—34.8
Медиана	21.3	23.0	31.6
Пределы	13.5—43.5	14.0—39.5	15.5—64.7
Квартили	18.4—25.0	20.0—26.7	27.8—39.0
	Ширина конечной дольки листа		
Среднее	0.36 ± 0.005	0.37 ± 0.007	0.28 ± 0.007
Доверительный интервал	0.35—0.37	0.35—0.38	0.27—0.29
Медиана	0.36	0.36	0.28
Пределы	0.17—0.82	0.18—0.73	0.14—0.57
Квартили	0.30—0.42	0.31—0.42	0.22—0.33
	Фактор формы		
Среднее	0.20 ± 0.001	0.19 ± 0.002	0.16 ± 0.002
Доверительный интервал	0.19—0.20	0.18—0.20	0.16—0.17
Медиана	0.20	0.19	0.16
Пределы	0.13—0.28	0.13—0.31	0.10—0.25
Квартили	0.18—0.21	0.17—0.20	0.14—0.18
	Количество растений с черешочком центральной доли		
Среднее	39 %	56 %	70 %
Пределы	8—77 %	4—83 %	23—100 %
	Количество растений с черешочками боковых долей		
Среднее	19 %	18 %	31 %
Пределы	0—40 %	0—50 %	5—85 %
Объем выборки	332	147	140

объединявших всю секцию в один вид *P. patens* s. l. Каждый вид имеет четко очерченный ареал, по границе между ними располагается относительно узкая полоса переходных популяций. Несмотря на перекрывание диапазонов значений признаков, виды значимо различаются почти по всем признакам, используемым для систематики этой группы. Таким образом, выделение *P. patens* и *P. uralensis* в качестве самостоятельных таксонов не вызывает сомнения.

Как уже отмечалось, переходные популяции неоднородны, они включают растения с синей, желтой и белой окраской. При рассмотрении расположения растений с различной окраской в пространстве канонических осей можно видеть, что желтоцветковые растения близки к *P. uralensis*, а синецветковые к *P. patens* (рис. 3).

Статистически значимых различий между синецветковыми растениями переходных популяций и *P. patens* не обнаружено ($p = 0.93$), в то же время желтоцветковые растения значимо отличаются от *P. uralensis*.

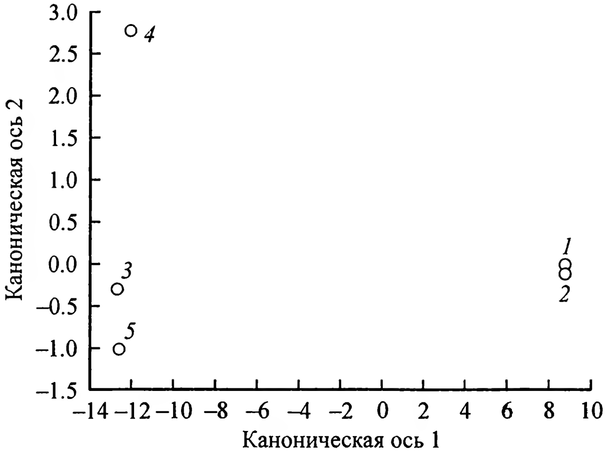


Рис. 3. Распределение средних групп растений с различной окраской цветка относительно «чистых видов» в пространстве канонических осей.

1 — *Pulsatilla patens*, растения: *2* — синецветковые; *3* — желтоцветковые; *4* — белоцветковые; *5* — *Pulsatilla uralensis*.

Существенных различий между группами растений различной окраски в переходных популяциях не наблюдается ни по одному признаку (табл. 2), однако по комплексу признаков различия значимы. Также можно видеть, что *P. uralensis* отличается от всех групп переходных популяций почти по всем признакам, в то время как для *P. patens* различия по всем признакам не столь велики.

ТАБЛИЦА 2

Значения некоторых признаков переходных популяций *Pulsatilla*

Показатели	Группы растений переходных популяций		
	синецветковые	белоцветковые	желтоцветковые
	Число зубцов на листе		
Среднее	23.6 ± 0.89	22.8 ± 0.67	24.8 ± 0.67
Доверительный интервал	21.8—25.5	21.5—24.2	23.4—26.1
Медиана	23.5	22.0	24.3
Пределы	14—36	15.0—39.5	15.8—35.0
Квартили	21.0—26.3	19.5—25.5	20.3—28.3
	Ширина конечной дольки листа		
Среднее	0.36 ± 0.018	0.39 ± 0.013	0.35 ± 0.011
Доверительный интервал	0.33—0.40	0.37—0.42	0.33—0.37
Медиана	0.34	0.37	0.34
Пределы	0.20—0.73	0.22—0.69	0.18—0.52
Квартили	0.30—0.38	0.33—0.44	0.30—0.40
	Фактор формы		
Среднее	0.20 ± 0.006	0.19 ± 0.003	0.18 ± 0.003
Доверительный интервал	0.19—0.21	0.18—0.20	0.18—0.19
Медиана	0.19	0.19	0.18
Пределы	0.14—0.31	0.13—0.24	0.14—0.22
Квартили	0.18—0.21	0.17—0.21	0.17—0.20
Объем выборки	33	57	57

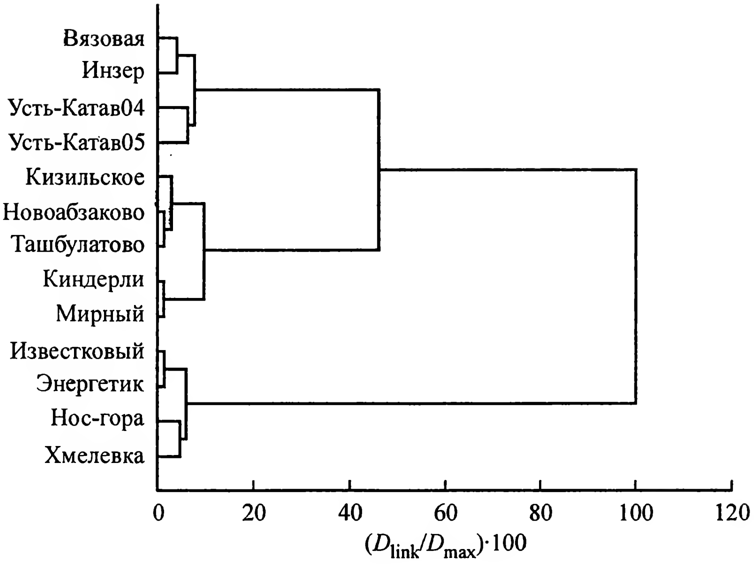


Рис. 4. Распределение популяций *Pulsatilla patens* при проведении кластерного анализа на основе матрицы квадратов расстояний Махалонобиса.

Таким образом, отсутствие значимых различий по отдельным признакам между переходными популяциями и *P. patens* и различия между переходными популяциями и *P. uralensis* объясняются не долей сине- и желтоцветковых растений в переходных популяциях, которые можно было бы интерпретировать как различный количественный вклад исходных видов в формирование переходных популяций, а обусловлено более глубокими различиями, по-видимому, связанными с процессами, происходящими в самих переходных популяциях. Кроме того, наличие особого типа окраски — белой, не встречающейся в популяциях исходных видов, заставляет предположить протекание процессов гибридизации с образованием первого поколения гибридов, что является типичной ситуацией для рода в целом и наблюдается на границах ареалов практически всех видов прострелов (Uotila, 1969; Стародубцев, 1996; Цвелёв, 2001).

При рассмотрении популяций *P. patens* выяснилось, что они разделяются на 3 группы (рис. 4), имеющие определенное распространение (рис. 5).

Наиболее обособленной является группа популяций, произрастающая в южной части Южного Урала на территории Оренбургской обл. В эту группу входят популяции: «Известковый», «Нос-гора», «Энергетик» и «Хмелевка».

Две другие группы популяций распространены в центральной и северной частях Южного Урала, но на разных макросклонах. Восточная группа произрастает на восточном макросклоне центральной части Южного Урала и включает в себя популяции: «Киндерли», «Кизильское», «Мирный», «Новоабзаково», «Ташбулатово». Северо-западная группа произрастает соответственно на западном макросклоне северной части Южного Урала и включает 3 популяции: «Вязовая», «Инзер» и «Усть-Катав» (рис. 5).

Различные группы популяций отличатся не только по комплексу, но и по отдельным признакам. Так, южные популяции отличаются узкой конечной долькой листа, а северо-западные большим числом зубцов на листе (табл. 3). Кроме того, наблюдаются различия по фактору формы листа между южной и западной группа-

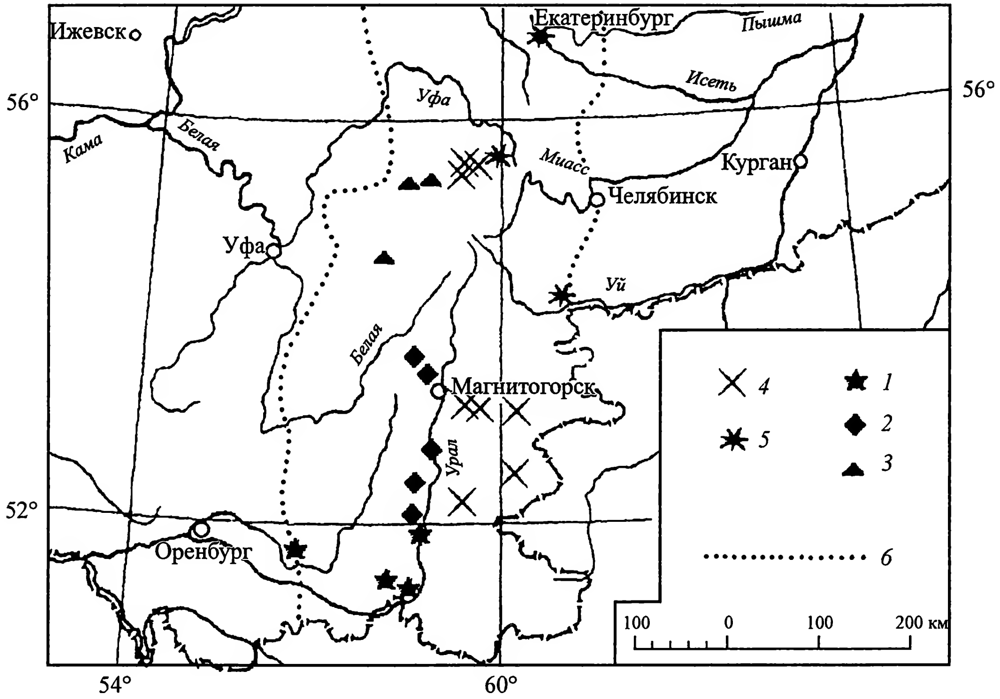


Рис. 5. Расположение различных групп популяций *Pulsatilla patens* и популяций других видов.

1—3 — *Pulsatilla patens*, группы популяции: *1* — южная; *2* — восточная; *3* — северо-западная; *4* — переходные популяции; *5* — *P. uralensis*, *6* — граница Уральской физико-географической страны.

ТАБЛИЦА 3

Значение признаков в различных группах популяций *Pulsatilla patens*

Показатели	Популяции		
	южная	восточная	северо-западная
	Число зубцов на листе		
Среднее	20.6 ± 0.41	21.0 ± 0.38	26.1 ± 0.58
Доверительный интервал	19.7—21.4	20.2—21.7	25.0—27.3
Медиана	20.0	20.8	25.0
Пределы	13.6—33.0	13.5—38.0	16.7—43.5
Квартили	17.2—23.0	17.8—23.0	21.7—29.8
	Ширина конечной дольки листа		
Среднее	0.28 ± 0.005	0.40 ± 0.007	0.40 ± 0.008
Доверительный интервал	0.27—0.29	0.38—0.41	0.38—0.41
Медиана	0.28	0.39	0.39
Пределы	0.17—0.42	0.20—0.82	0.23—0.61
Квартили	0.230—0.32	0.35—0.44	0.34—0.46
	Фактор формы		
Среднее	0.191 ± 0.0026	0.197 ± 0.0023	0.206 ± 0.0025
Доверительный интервал	0.187—0.196	0.193—0.202	0.201—0.211
Медиана	0.190	0.198	0.208
Пределы	0.131—0.281	0.135—0.268	0.151—0.285
Квартили	0.175—0.206	0.181—0.213	0.188—0.223
Объем выборки	108	124	100

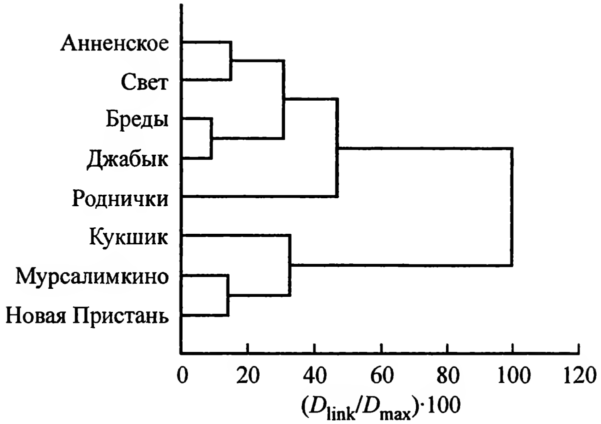


Рис. 6. Распределение переходных популяций при проведении кластерного анализа на основе матрицы квадратов расстояний Махалонобиса.

ми популяций. Восточная группа по фактору формы значимо не отличается ни от южной, ни от северо-западной групп популяций. В целом эта группа обладает «базовым» набором признаков, не имея ни одного признака, по которому бы она значимо отличалась от 2-х других групп, что совпадает с ее промежуточным положением по линии север—юг.

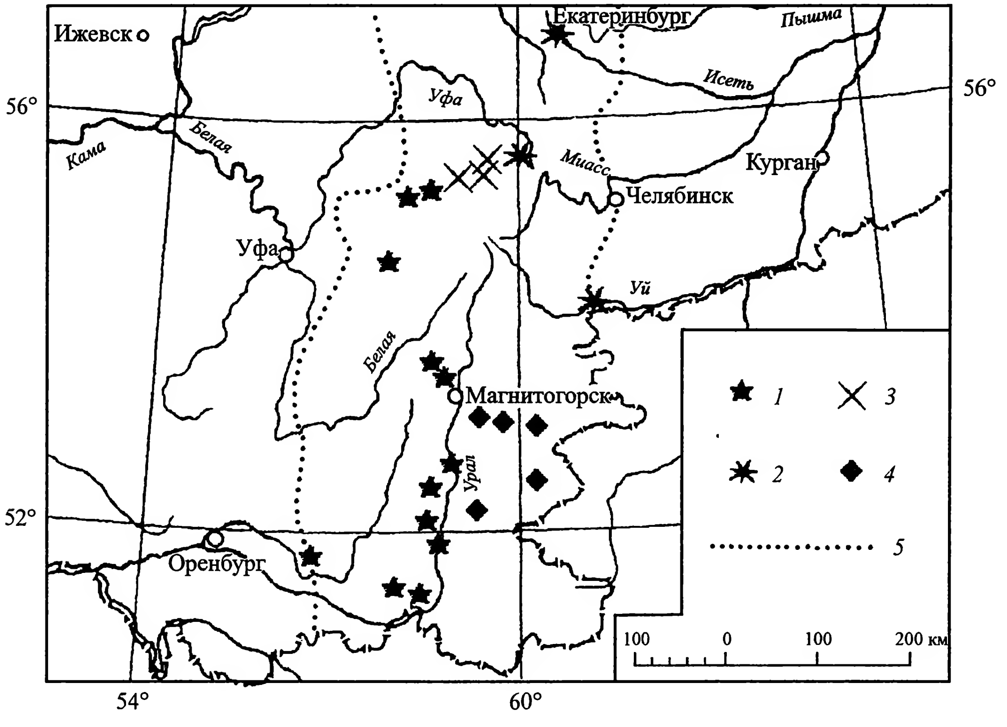


Рис. 7. Расположение различных групп переходных популяций и популяций других видов.
1 — *Pulsatilla patens*; *2* — *P. uralensis*; *3*, *4* — переходные популяции: северная (*3*) и южная (*4*); *5* — граница Уральской физико-географической страны.

ТАБЛИЦА 4

Доля растений с различной окраской цветка в группах переходных популяций, %

Группа	Окраска цветка				
	синяя	желтая	белая	розовая	всего
Южная	26.53	26.53	46.94	0	100
Северная	14.29	63.26	18.37	4.08	100

ТАБЛИЦА 5

Значение признаков в различных группах переходных популяций

Показатели	Южная группа популяций			Северная группа популяций		
	синецветковые	желтоцветковые	белоцветковые	синецветковые	желтоцветковые	белоцветковые
Число зубцов на листе						
Среднее	22.6 ± 0.85	22.7 ± 0.86	21.9 ± 0.63	27.5 ± 2.37	26.5 ± 0.89	26.3 ± 2.12
Доверительный интервал	20.8—24.4	20.9—24.4	20.7—23.2	21.7—33.3	24.7—28.3	21.4—31.2
Медиана	22.9	22.5	21.1	27.0	26.0	24.7
Пределы	14.0—33.7	15.8—35.0	15.0—37.0	19.0—36.0	17.3—35.0	17.3—39.5
Квартили	20.5—25.0	20.0—25.0	19.3—24.0	21.8—34.5	23.0—31.0	23.0—27.8
Ширина конечной дольки листа						
Среднее	0.35 ± 0.021	0.31 ± 0.015	0.37 ± 0.013	0.41 ± 0.027	0.39 ± 0.013	0.49 ± 0.028
Доверительный интервал	0.30—0.39	0.28—0.34	0.35—0.40	0.35—0.48	0.36—0.41	0.43—0.56
Медиана	0.34	0.32	0.36	0.43	0.37	0.46
Пределы	0.20—0.73	0.18—0.47	0.22—0.60	0.30—0.48	0.27—0.52	0.43—0.69
Квартили	0.28—0.38	0.25—0.37	0.32—0.40	0.34—0.48	0.33—0.52	0.43—0.50
Фактор формы						
Среднее	0.20 ± 0.006	0.18 ± 0.004	0.19 ± 0.004	0.19 ± 0.015	0.19 ± 0.004	0.18 ± 0.008
Доверительный интервал	0.19—0.21	0.17—0.19	0.19—0.20	0.16—0.23	0.18—0.19	0.16—0.20
Медиана	0.20	0.18	0.19	0.18	0.18	0.18
Пределы	0.14—0.31	0.14—0.21	0.13—0.24	0.13—0.24	0.14—0.22	0.15—0.22
Квартили	0.18—0.21	0.17—0.19	0.17—0.21	0.17—0.23	0.17—0.20	0.17—0.19

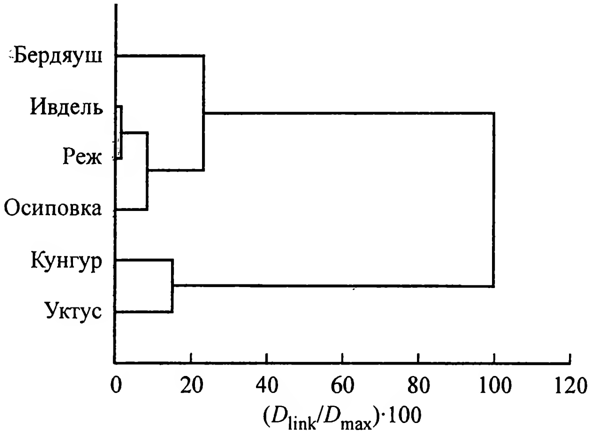


Рис. 8. Распределение популяций *Pulsatilla uralensis* при проведении кластерного анализа на основе матрицы квадратов расстояний Махалонобиса.

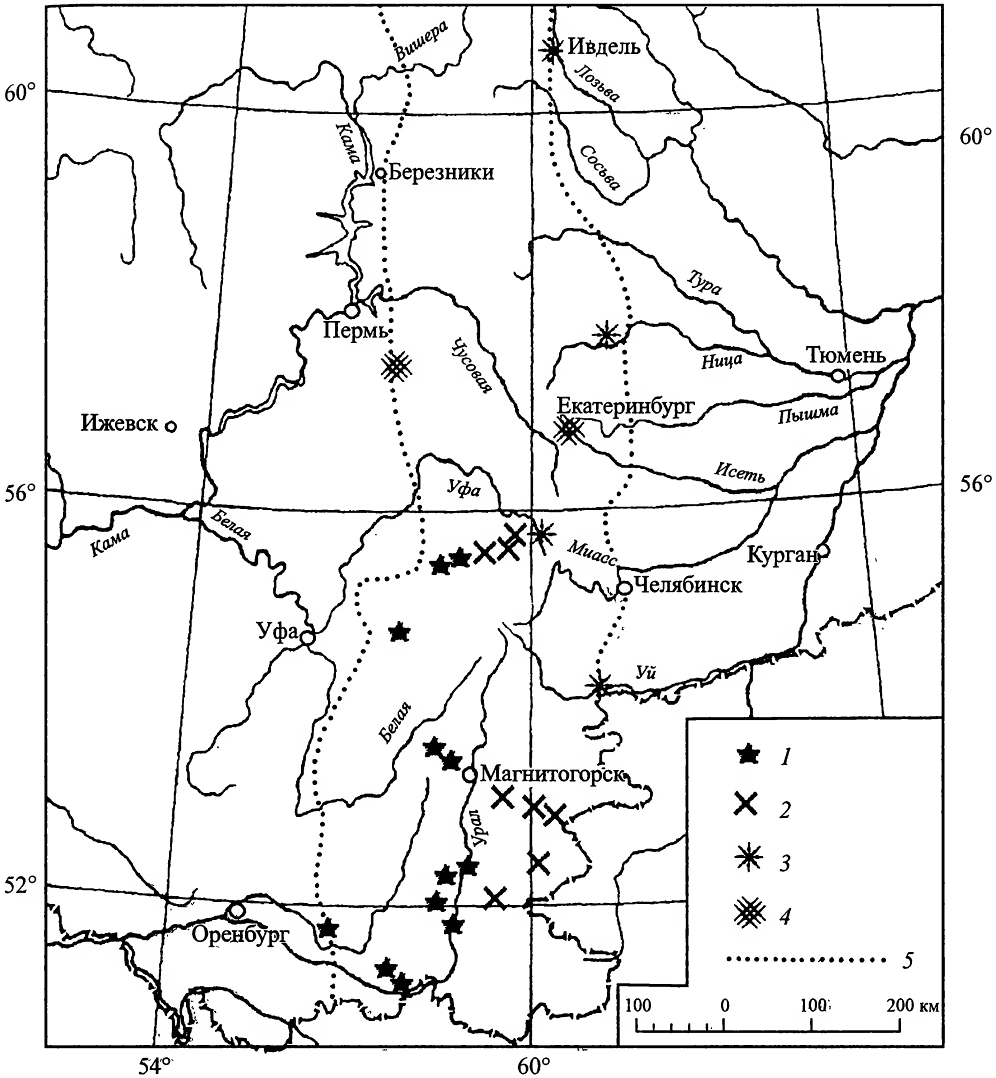


Рис. 9. Расположение различных групп популяций *Pulsatilla uralensis* и популяций других видов.
1 — *Pulsatilla patens*; 2 — переходные популяции; 3, 4 — *P. uralensis*: 1-я группа (3) и 2-я группа (4); 5 — граница Уральской физико-географической страны.

Переходные популяции также неоднородны и на основании анализа признаков разделяются на 2 географически разобщенные группы (рис. 6): северная группа популяций располагается в северной части Южного Урала на границе Челябинской обл. и республики Башкортостан, а южная группа — в центральной части Южного Урала (рис. 7).

Группы переходных популяций различаются по соотношению растений с различной окраской цветка ($p = 2{,}9 \cdot 10 - 5$): в южной группе преобладают растения с белой окраской цветка, а в северной — с желтой (табл. 4).

Однако различия между группами переходных популяций заключаются не только в соотношении растений с разной окраской цветка, поскольку формы с одной окраской из разных групп существенно различаются по комплексу признаков

ТАБЛИЦА 6

Значения признаков в различных группах популяций *Pulsatilla uralensis*

Показатели	Группы популяций	
	1	2
	Число зубцов на листе	
Среднее	34.1 ± 0.86	31.7 ± 1.39
Доверительный интервал	32.4—35.8	28.9—34.5
Медиана	32.7	29.7
Пределы	15.5—64.7	16.3—52.7
Квартили	28.3—38.8	26.8—39.0
	Ширина конечной дольки листа	
Среднее	0.25 ± 0.006	0.34 ± 0.015
Доверительный интервал	0.24—0.27	0.31—0.37
Медиана	0.24	0.33
Пределы	0.14—0.40	0.18—0.57
Квартили	0.20—0.30	0.29—0.37
	Фактор формы	
Среднее	0.157 ± 0.0025	0.173 ± 0.0045
Доверительный интервал	0.152—0.162	0.163—0.182
Медиана	0.158	0.165
Пределы	0.100—0.239	0.130—0.254
Квартили	0.137—0.174	0.154—0.185
Объем выборки	99	41

($p = 6 \cdot 10 - 3$ для синецветковых растений, $p = 2 \cdot 10 - 6$ для желтоцветковых и $p = 3 \cdot 10 - 8$ для белоцветковых).

Кроме того, наблюдаются значимые различия желтоцветковых растений по числу зубцов на листе и ширине конечной дольки листа, а также у белоцветковых по ширине конечной дольки листа (табл. 5).

Популяции *P. uralensis* также неоднородны, распадаются на 2 группы (рис. 8), но в отличие от *P. patens* и переходных популяций определить географические границы их не представляется возможным, что, вероятно, связано с меньшим числом обследованных популяций (рис. 9).

В первую группу вошли популяции «Ивдель», «Реж», «Бердяуш» и «Осиповка», расположенные на восточном макросклоне Северного, Среднего, северной и центральной частей Южного Урала, в Свердловской и Челябинской областях.

Во вторую группу вошли популяции «Кунгур» и «Уктус» с западного и восточного макросклона Среднего Урала.

Группы различаются по комплексу признаков и по отдельным признакам — ширине конечной дольки листа и фактору формы листа (табл. 6).

Выводы

1. На территории Уральского региона произрастают 2 вида прострелов: *Pulsatilla patens* и *P. uralensis*.

2. На границе распространения *P. patens* и *P. uralensis* располагается полоса переходных популяций, в формировании которой участвуют оба вида и в которой, по-видимому, протекают процессы гибридизации.

3. Популяции в пределах видов неоднородны, а распадаются на группы популяций, различающиеся по морфологическим признакам и районам произрастания. Четких различий по местам произрастания не обнаружено только у *P. uralensis*, что, по-видимому, связано с ограниченным числом исследованных популяций.

4. Полученные данные согласуются с мнением о необходимости разделения *P. patens* s. l. на отдельные виды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Pulsatilla Adans. — Прострел // Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. С. 205—207.

Крылов П. Pulsatilla L. Прострел // Флора Западной Сибири: руководство к определению западно-сибирских растений. Томск, 1931. Вып. 5. С. 1163—1169.

Луферов А. Н., Стародубцев В. Н. Прострел — *Pulsatilla* Mill. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 83—93.

Павлова Т. А. Прострел раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.) в природе и культуре. Новосибирск, 1990. 79 с.

Петровский В. В. Pulsatilla Mill. — Прострел // Арктическая флора. 1971. Т. 6 С. 170—175.

Пешкова Г. А. Pulsatilla Miller — Прострел // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 358—360.

Положский А. В., Ревердатто В. В. Pulsatilla L. Прострел // Флора Красноярского края. Томск, 1976. Вып. 5. Ч. 3. С. 75—83.

Попов М. Г. Pulsatilla Adans. — Прострел // Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. С. 246—249.

Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири. Томск, 1964. Т. 7. Ч. 2. С. 355—396.

Стародубцев В. Н. Род Прострел на Дальнем Востоке России: география и систематика // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. Второй Рос. конф. Красноярск, 1996. С. 188—190.

Тимонина С. А. Pulsatilla Miller — Прострел // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 149—155.

Цвелёв Н. Н. Прострел — *Pulsatilla* Mill. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 85—93.

Юзепчук С. В. Прострел — *Pulsatilla* Adans. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 285—307.

Uotilla P. Ecology and area of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in Finland. // Ann. Bot. Fenn. 1969. Vol. 6. N 2. P. 105—111.

SUMMARY

The species composition of the *Pulsatilla* genus in the Ural region and variability of the key taxonomic characters are studied. The populations of two species, *P. patens* (L.) Mill. s. str. and *P. uralensis* (Zamels) Tzvel. (=*P. flavescens* (Zuccar.) Juz.) are found. Although there are statistically significant differences between the species by most of characters under study, the ranges of the characters overlap much. The zone of transitional populations with intermediate characters is found at the border of *P. patens* and *P. uralensis* ranges. The heterogeneity of populations within each species is revealed, they being divided into population groups with different morphological peculiarities and distribution ranges.

УДК 581.9 (23)(571.56) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© В. И. Захарова, Н. С. Карпов

ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ТЕХНОГЕННО-НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ В ВЕРХОВЬЯХ РЕКИ ИНДИГИРКИ (ВОСТОЧНАЯ ЯКУТИЯ)

V. I. ZAKHAROVA, N. S. KARPOV. RECOVERY OF VEGETATION COVER ON TECHNOGENICALLY DISTURBED AREAS IN THE UPPER INDIGIRKA (EASTERN YAKUTIA)

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677980 Якутск, пр. Ленина, 41
Факс 44-58-12
E-mail: n.s.karpov@ibpc.ysn.ru
Поступила 28.11.2005
Окончательный вариант получен 21.04.2006

На Нерском плоскогорье и Иньяли-Ольчанском нагорье проведены исследования по изучению возобновления растительного покрова техногенно нарушенных территорий. Выявлено, что на отвалах с преобладанием гравийно-галечного субстрата в восстановлении растительного покрова доминирует зарастание древесными породами. В естественном зарастании активное участие принимают: на отвалах р. Неры — *Larix cajanderi*, а на р. Ольчан — *Populus suaveolens*, *Chosenia arbutifolia*. Из травянистых растений широко распространены группировки *Chamaenerion angustifolium*, *Descurainia sophioides*, *Arctagrostis latifolia*, *Hordeum jubatum*, *Astragalus schelichovii*. На заброшенных пашнях из выявленных 10 группировок преобладают 3 — из *Artemisia leucophylla*, *Potentilla anserina*, *Hordeum jubatum*.

Ключевые слова: Восточная Якутия, верховья р. Индигирки, горные разработки, растительность, естественное зарастание.

Район исследования находится на востоке Якутии (64° с. ш., 144° в. д.) в верхнем течении р. Индигирки: Нерское плоскогорье расположено между хребтами Черского на северо-востоке и Сарычева на юго-западе, а Иньяли-Ольчанское нагорье — между хр. Черского и Оймяконским нагорьем, которые представляют обширное межгорное понижение (Русанов и др., 1967). Рельеф характеризуется низкими и средневысотными хребтами, высота которых 1200—1400 м над ур. м.; пониженная часть с высотами 1000—1200 м над ур. м. расположена на р. Нера. Климат резко континентальный. Растительный и животный мир испытывают крайне экстремальное воздействие: температура воздуха от –60 до –72 °С в зимнее время и до +35—40 °С в середине лета; осадков выпадает 224 мм в год (пос. Усть-Нера). Мощность многолетнемерзлых пород составляет 300—500 м (Атлас..., 1989).

По почвенному районированию Якутии исследуемая территория относится к Яно-Оймяконскому и Яно-Эльгинскому районам Центральноверхоянской плоскогорно-таежной провинции северной тайги. В долинной части развиты пойменные заболоченные, тундровые глеевые, торфянистые и торфяные почвы (Атлас..., 1989).

По геоботаническому районированию исследуемая территория входит в Индигирский округ Северо-Восточной подпровинции северотаежной подзоны (Основные особенности..., 1987). Здесь распространены северотаежные лишайниково-лиственничные леса с *Betula exilis*, *Pinus pumila* в сочетании с кустарничково-моховыми и лишайниковыми лесами, пушицевыми тундрами. В горах развиты эпилитнолишайниковые каменистые пустыни, в долинах рек — кустарничково-лиственничные леса с участием чозениевых и тополевых рощ. На склонах развиты криофильные степи. Часто встречаются наледи. По участкам низкой поймы и вокруг зарастающих стариц большие площади занимают осоковые болота, встречаются кочкарники (Шелудякова, 1961; Караваев, Добрецова, 1964; Скрябин, 1968; Караваев, Скрябин, 1971; Скрябин, Коноровский, 1975; Юрцев, 1978, 1981).

Из антропогенных факторов наибольшее влияние на растительный покров района оказывают добыча золота, пожары, выпас оленей, крупного рогатого скота, лошадей, строительство поселков и т. д.

Верхне-Индигирское месторождение золота — один из крупнейших золотоносных районов. Промышленное его освоение на Нерском плоскогорье и Иньяли-Ольчанском нагорье началось с конца 30-х—начала 40-х годов прошлого столетия. За этот период широкомасштабное техногенное воздействие на окружающую среду существенно преобразило природные ландшафты этой части территории Оймяконья. Значительные изменения претерпели долины рек, где в процессе золотодобычи были вскрыты и переработаны миллионы кубометров грунтов, уничтожены растительный и почвенный покров, загрязнены большие пространства технологическими водами и т. д. Это влечет за собой изменение исконного русла многих рек, впадающих в р. Индигирку, и ее притоков. В настоящее время долины рек и прилегающие к ним территории представляют мозаику антропогенных ландшафтов. Здесь присутствуют каменистые терриконы, на которых в течение многих лет не происходит возобновления растительности, а также участки, где изменение растительных сообществ находится на разных этапах процесса сукцессии. Таким образом, самым масштабным фактором, влияющим на экосистемы, является добыча золота, при которой нарушается пойменная и долинная растительность.

Материал и методика

В основу статьи легли материалы экспедиции, проведенной в июле—августе 2003 г. в верхнем течении р. Индигирки. Нами впервые проводились исследования по изучению восстановления растительного покрова территорий, нарушенных под воздействием горных разработок и влияния антропогенных факторов на биоразнообразие горных экосистем. Изучалось естественное зарастание отвалов и днищ отстойников разного возраста. Для этого были выбраны 3 участка: разработки ОАО «Победа» на р. Нера, правого притока р. Индигирки; разработки ОАО «Октябрьский» в среднем течении р. Ольчан, левого притока р. Индигирки; и заброшенные пашни хозяйства «Дружба» комбината «Индигирзолото» в низовьях р. Неры (Карпов, Захарова, 2004).

Для изучения естественных и антропогенных сообществ данной территории проводились маршрутные рекогносцировочные исследования с составлением геоботанических описаний (97 описаний) и заложением профилей (2 профиля), которые производились по общепринятым методикам полевых исследований. На некоторых отвалах для установления начала возобновления растительного покрова определяли возраст древостоев по годичным кольцам. Для этих целей срубали лиственницу, тополь и чозению. На участках брались образцы сосудистых растений, мхов и лишайников.

Названия сосудистых растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1995) и Флоре Сибири (1987—1997); мохообразных — по М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992); лишайников — по D. L. Hawksworth с соавт. (1995).

Результаты и обсуждение

На исследуемой территории выявлено 253 вида сосудистых растений из 127 родов и 49 семейств. Наиболее разнообразны и богаты семейства *Poaceae* — 34 вида (13.4 %), *Asteraceae* — 32 (12.6), *Cyperaceae* — 22 (8.7), *Salicaceae* — 18 (7.1), *Fabaceae* — 16 (6.3), *Rosaceae* — 15 (5.9), *Brassicaceae* — 12 видов (4.7 %). Вместе эти семейства составляют 58.7 % видов от выявленной флоры. Доминирующей жизненной формой являются травянистые растения, среди которых злаки представлены 34 видами (13.4 %), осоковые — 20 (7.9), бобовые — 15 (5.9) и разнотравье — 139 видами (54.9 %). Кустарнички насчитывают 12 видов (4.7), кустарники — 29 (11.5 %), деревья — 4 вида (1.6 %).

В образовании растительного покрова нарушенных местообитаний участвуют 154 вида сосудистых растений из 94 родов и 33 семейств. В естественном зарастании активное участие принимают аборигенные виды из наиболее богатых семейств.

Споровые растения встречаются в основном на естественных и слабо затронутых антропогенным фактором участках. В зарастании отвалов и днищ отстойников участвует 3—4 вида мхов, характерных для нарушенных местообитаний (Захарова и др., 2004).

Растительность речных долин. В долинах рек доминируют лиственничные леса: пойменные с *Betula exilis*, *Pinus pumila*; лишайниковые (*Flavocetraria cucullata*), (виды рода *Cladonia*); бруснично-голубично-моховые (*Aulacomnium turgidum* с видами рода *Sphagnum*) (Основные..., 1987).

Наиболее распространенными являются бруснично-ерниково-зеленомошно-лиственничные леса. Основной лесообразующей породой является *Larix cajanderi*, распространенная в самых различных местообитаниях (Караваев, Добрецова, 1964). Древостой *L. cajanderi* имеет среднюю высоту 5.5—6.0 м, 4 см в диам.; максимальную — 12 м и 12 см в диам. Кустарники представлены *Betula exilis* с проективным покрытием 15 %, единично — *B. divaricata*, *Salix pulchra*, *S. myrtilloides*. Кустарничков мало: *Vaccinium vitis-idaea* (10 %) и *Ledum palustre*. Ближе к опушке леса есть небольшой кочкарник *Eriophorum vaginatum* (размер кочек 25 × 35 см). Редко встречается *Calamagrostis langsdorffii*. В напочвенном покрове доминируют зеленые мхи (80 %), лишайников всего 1—2 % (*Flavocetraria cucullata*, *Cladonia amaurocraea*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*).

В голубично-зеленомошно-лиственничном лесу на р. Ольчан древостой лиственницы имеет высоту 8 м, 16 см в диам., сомкнутость крон 0.2—0.3. Подлесок образуют ивы с проективным покрытием до 15 %: *Salix udensis*, *S. bebbiana*, *S. brachypoda*, *S. myrtilliodes*, также *Betula divaricata*, *B. exilis*, *Rosa acicularis*. Из кустарничков преобладает *Vaccinium uliginosum* с небольшой примесью *Ledum palustre* (10—15 %). Участие *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* незначительно. Моховой покров развит хорошо, зеленые мхи составляют 85 % покрытия, доминирует *Aulacomnium palustre*. Из лишайников встречается *Peltigera aphthosa* с проективным покрытием 10—15 %.

В кустарничково-лиственничном лесу лиственница имеет высоту 15 м, 15 см в диам., сомкнутость крон 0.3. Возобновление хорошее: подрост на площади 10 × × 10 м составляет 25 шт. Наблюдается небольшая примесь *Salix bebbiana*, встречаются *Rosa acicularis* (15 %), редкие кусты *Salix myrtilloides* и *Pentaphylloides fruticosa*. Кустарнички составляют до 90 % покрытия: *Vaccinium vitis-idaea* — 15 %, *V. uliginosum* и *Empetrum nigrum* — по 15, *Ledum palustre* — 10 %. Травянистых растений мало: *Calamagrostis langsdorffii*, *Hedysarum arcticum*, *Astragalus norve-*

gicus, *Oxytropis leucantha*, *Rubus arcticus*, *Polemonium boreale*, *Lysiella oligantha*, среди них только *Pyrola incarnata* дает до 8 % покрытия.

Нами сделано единственное описание бруснично-ерниково-зеленомошно-лиственничного леса на небольшой площади, где сохранились деревья высотой до 25 м и 50 см в диам. Здесь средняя высота *Larix cajanderi* 14 м и 17 см, а минимальная — 7 м и 8 см соответственно, сомкнутость 0.2—0.3. В подлеске много *B. exilis* (покрытие 30 %), встречаются единичные кусты *Salix taraikensis*, *S. bebbiana*. В ярусе кустарничков преобладает *Vaccinium vitis-idaea* (40 %) с незначительной примесью *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, местами встречается *Empetrum nigrum*. Травянистые растения произрастают разреженно: *Bromopsis pumpelliana*, *Poa pratensis*, *Festuca brachyphylla*, *Carex capitata*, *Rubus arcticus*, *Hedysarum arcticum*, *Pyrola incarnata*, *Pulsatilla multifida*. Моховой покров развит хорошо, преобладают зеленые мхи (75 %), доминирует *Aulacomnium turgidum* (60 %), лишайников мало.

В ерниково-лиственничном редколесье доминирует *Betula exilis* (75 %) с небольшой примесью *Salix myrtillus*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*. Из трав единично встречаются *Rubus arcticus*, *Aconogonon tripterocarpum*. Здесь в напочвенном покрове покрытие лишайников увеличивается до 15 % (*Cladonia amaurocraea*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cucullata* и др.), мхов всего 1—2 % (*Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum juniperinum*). В мохово-лиственничном редколесье у подножия коренного берега *B. exilis*, *S. pulchra* представлены одиночными кустами. Из кустарничков довольно много *Empetrum nigrum* (35 %), немного багульника, голубики и брусники. Моховой покров развит хорошо. Преобладают сфагновые мхи, занимающие полосу до 10 м шир.: *Sphagnum russowii*, *S. fuscum*, *S. balticum*. Зеленые мхи почти отсутствуют, встречаются небольшие пятна *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Polytrichum juniperinum*.

В долинах рек и речек значительные пространства в понижениях занимают ерники и болота. Ерники вместе с *Salix pulchra*, *S. myrtilloides* приурочены к плоским повышениям. Редкий травостой представлен *Calamagrostis neglecta*, *C. lapponica*, *Arctagrostis latifolia*, *Festuca brachyphylla*, *Carex lugens*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Pedicularis labradorica*, *Valeriana capitata*, *Petasites frigidus* и др. Напочвенный покров образуют мхи (*Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum strictum* и др.) с небольшой примесью лишайников (*Cladonia amaurocraea*, *Flavocetraria cucullata*, *Peltigera aphthosa*) и *Vaccinium vitis-idaea*. Пониженные места и участки вокруг зарастающих стариц занимают осоковые болота с преобладанием *Carex schmidtii* (35 %). Довольно много *Salix myrtilloides* с незначительной примесью *S. pulchra*. Кочкарники — *Eriophorum vaginatum*, *Carex lugens* занимают небольшую площадь по ложбинкам стока. Сырые участки занимают *Eriophorum polystachion*, *Carex concolor*, встречаются редкие *Carex capitata*, *Calamagrostis lapponica*. В напочвенном покрове преобладают сфагновые мхи.

В зеленомошном living ернике преобладает *Betula exilis* с покрытием 60 %. Ей сопутствует *Salix pulchra* (10—15 %), с небольшой примесью *S. myrtilloides*. На кочках встречаются *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* и *Pentaphylloides fruticosa*. Середину участка занимают кочкарники из *Carex appendiculata* с *C. juncella*, вместе составляющие до 10 % покрытия. Размер кочек 20 × 30 × 25 см. Травостой редкий: 10 % покрытия дает *Pedicularis labradorica*, рассеянно произрастают *Arctagrostis latifolia*, *Astragalus alpinus*, *Saxifraga hieracifolia*, единично *Petasites frigidus*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *Potentilla stipularis*, *Hedysarum arcticum* и др. В напочвенном покрове зеленые мхи составляют 50 % покрытия, доминирует *Aulacomnium turgidum*. Лишайников почти нет.

В долине ручья Курунг-Агылык (р. Нера) хорошо развиты лишайниково-зеленомошные ерники из *Betula fruticosa* (40—45 %), редко встречающиеся в данной местности, с примесью *B. exilis*, *Salix myrtilloides*, *S. pulchra*. В сообществе присутствуют *Rhododendron parvifolium*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Vaccinium vitis-idaea*. Травянистых растений мало: *Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus roshevitzianus*, *Valeriana capitata*, *Epilobium palustre*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Bistorta vivipara*, *Saxifraga hieracifolia*, *Cardamine pratensis* и др. Моховой покров развит хорошо, мхи составляют 70—80 %. Активными видами являются *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Polytrichum strictum*, *Rhytidium rugosum*, *Leptobryum pyriforme*, *Dicranum elongatum*, *Sphagnum lenense*, *S. balticum*. Лишайники составляют до 30 %, чаще встречаются *Stereocaulon paschale* и небольшие пятна *Flavocetraria cucullata*.

На высохшем днище ручья 40—60 % площади (местами до 70 %) занимают закочкаренные лишайниково-моховые ерники из *Betula exilis*. По окраинам участка кочки составляют 10 %, а посредине днища — до 40 % площади. Они образованы *Eriophorum vaginatum*, *Carex appendiculata*. Для кочкарников характерны *Salix pulchra*, *Rhododendron parvifolium*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctagrostis latifolia*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Pedicularis labradorica*. В местах, где больше сфагновых мхов, обилие брусники увеличивается и встречается *Oxycoccus microcarpus*. Сфагновые мхи чаще представлены *Sphagnum squarrosum*, *S. contortum*, *S. russowii*. Зеленые мхи покрывают от 30 до 50 % площади, преобладают *Aulacomnium turgidum, A. palustre*, *Abietinella abietina*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum strictum*. Из лишайников активны *Cladonia rangiferina*, *C. amaurocraea*, *Flavocetraria cucullata*, в целом они дают до 30 % покрытия. Между кочками голый грунт занимает до 15 % площади. В багульниково-зеленомошно-лишайниковом ернике с лиственягом ширина полосы ерника равна 100 м. *Larix cajanderi* имеет среднюю высоту до 3.5 м. В кустарниково-кустарничковом ярусе *Betula exilis* занимает 50 % площади, *Ledum palustre* — 20, *Vaccinium vitis-idaea* — до 10 %. В напочвенном покрове лишайники дают покрытие 50, а зеленые мхи — 20 %.

Вдоль дорог часто встречаются ивняки, преобладает *Salix taraikensis* (сомкнутость 0.3—0.4) с незначительной примесью *Betula fruticosa*. Повышенные участки здесь занимает *Leymus interior* (15 %), на галечнике много *Astragalus schelichovii* (20 %), в небольшом обилии встречаются *Taraxacum lateritium*, *Moehringia lateriflora*, *Hedysarum arcticum* и др.

Таким образом, на исследованной территории в долинах рек и речек растительные сообщества широко представлены северотаежными лиственничными лесами и редколесьями, ерниками из *Betula exilis*, редко из *B. fruticosa*, а также ивняками и осоковыми болотами.

Растительность нарушенных территорий. Восстановление растительности на местах разработок из-за смыва почвы гидропомпой и преобладания гравийно-каменистого грунта идет медленно. Первые одиночные растения появляются у подножий отвалов и по краям высыхающих днищ отстойников. В данном регионе в восстановлении растительного покрова активную роль принимают древесные виды. На техногенно нарушенных территориях зарастание древесными породами происходит быстрее, они занимают бóльшие пространства, чем травянистые растения. Здесь наиболее активны быстро растущие *Larix cajanderi*, *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens* и виды рода *Salix*.

В зарастании отвалов 60-летней давности участвуют: лиственница (10 и 26 см выс.), тополь (95 см), чозения (1.7 м). Кустарниковый ярус образуют *Duschekia fruticosa* (2.0 м), *Salix schwerinii* (1.5 м), *S. bebbiana* (80 см), *Betula divaricata* (10 см), *Pinus pumila* (4—5 см), *Rubus matsumuranus* (0.5 м), из кустарничков встречаются небольшие куртинки *Dryas grandis*. Травостой редкий, средняя высота 30 см, общее проективное покрытие 20 %. Рассеянно произрастают *Lactuca sibirica*, *Taraxacum lateritium*, *Chamaenerion latifolium*, *Crepis multicaulis*, *Potentilla inquinans*, *P. asperrima*; единично встречаются *Hordeum jubatum*, *Poa pratensis*, *Festuca brachyphylla*, *Erigeron politus*, *Tanacetum bipinnatum*, *Pulsatilla multifida*, *Papaver nudicaule*, *Carex eleusinoides* и др. Здесь же на отвале подальше отмечены разнотравные сообщества со средней высотой травостоя 34 см с проективным покрытием 40—50 %. Подрост слабый: *Larix cajanderi* (27 и 35 см), *Salix schwerinii* (80 см), *Betula divaricata* (10 см). В травостое участвуют злаки со средней высотой 40 см: *Hordeum jubatum*, *Puccinellia hauptiana*, *Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus aequalis*. Разнотравье представлено более 20 видами, среди них наиболее обилен *Chamaenerion angustifolium* (8 % покрытия), остальные произрастают единично или рассеянно: *Erigeron politus*, *Potentilla norvegica*, *Crepis nana*, *C. multicaulis*, *Campanula rotundifolia*, *Erysimum marschallianum*. Напочвенный покров образуют *Polytrichum strictum*, *Ceratodon purpureus*, предпочитающие незадернованные субстраты.

Вершина отвала 25-летнего возраста покрыта мертвопокровной молодой лиственничной рединой с тополем. Древостой лиственницы имеет высоту 5—10 м, 3—10 см в диам., сомкнутость 0.2; подрост лиственницы — 0.3—0.5 м, сомкнутость 0.2—0.3. *Populus suaveolens* встречается до 4 м выс. с незначительной примесью *Chosenia arbutifolia*, с редкими кустами *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa*, *Rosa acicularis*. Из травянистых растений единично встречаются *Astragalus schelichovii*, *A. alpinus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Moehringia lateriflora*, *Orthilia obtusata*, *Potentilla inquinans*, *Polemonium boreale*, *Oxytropis schischkinii*. Мхов и лишайников почти нет, чаще всего встречаются маленькие дернинки мха *Polytrichum*, из лишайников — *Stereocaulon paschale*. На склонах отвала представлена зеленомошно-лишайниковая лиственничная редина. Лиственница имеет высоту 7—11 м, 9—10 см в диам., сомкнутость 0.2. В подлеске редкие кустарники: *Rubus matsumuranus*, *Rosa acicularis*, *Ribes fragrans* и *Betula divaricata*. На слабо нарушенных местах сохранились *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*. Травостой редкий (средняя высота 26 см): *Astragalus alpinus*, *Hedysarun arcticum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Polemonium boreale*, *Equisetum pratense*, *Potentilla stipularis*, *Bistorta vivipara*, *Castilleja pallida*. Напочвенный покров образован *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Ceratodon purpureus* и составляет до 10 % покрытия. Из лишайников преобладает *Peltigera aphthosa* (30 %), пятнами растет *Stereocaulon paschale*. Нижняя часть склона занята зарослями *Duschekia fruticosa* (сомкнутость 0.3). Здесь лиственница имеет высоту 0.6—4.5 м, 3.5 см в диам. и сомкнутость 0.2. Участвуют *Betula exilis*, *B. divaricata*. Мхи дают 40 % покрытия, активны выше перечисленные виды. Из лишайников преобладает *Peltigera aphthosa* (до 30 %).

В среднем течении р. Ольчан на отвалах 1977—1978 гг. представлена чозениево-тополевая роща. *Populus suaveolens* имеет высоту 6.5 м, сомкнутость 0.3—0.4; *Chosenia arbutifolia* — 5 м, сомкнутость 0.2; *Larix cajanderi* — 2 м, сомкнутость 0.1. По промерам сруба тополя получили следующие данные: возраст — 19—20 лет, высота — 5.1 м, диаметр — 18 см. Кустарники *Betula divaricata*, *Salix schwerinii*, *S. udensis* вместе дают до 10 % покрытия. Травостой редкий (5—10 % покрытия): *Astragalus schelichovii*, *Chamaenerion angustifolium*, изредка встречаются небольшие куртинки кустарничка *Dryas grandis*. Голый грунт занимает 60 % площади.

На отвалах 1985—1986 гг. восстановление растительного покрова происходит за счет *Chosenia arbutifolia*. Древостой чозении имеет среднюю высоту 5—6 м с диаметром 4 см, сомкнутость 0.3—0.4. Промеры сруба показали, что чозения 7.17 м выс., в диам. 10.7 см имела возраст 16 лет; тополь — 8.45 м, 11.5 см и 15 лет соответственно. Травостой редкий (средняя высота 36 см): *Equisetum arvense*, *Astragalus schelichovii*, *Erigeron politus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamaenerion angustifolium*, *C. latifolium*, *Artemisia leucophylla*. На данном участке вдоль трассы некоторые отвалы зарастают очень слабо, на них отмечена редкотравная полынная группировка. В нижней части отвала встречаются одиночные *Larix cajanderi*, *Salix schwerinii*, *S. taraikensis* со средней высотой 3 м, а также встречается *Dryas grandis*. К выше приведенным видам прибавились *Festuca brachyphylla*, *Descurainia sophioides*, *Hordeum jubatum*. По склону на зарастающей бульдозерной дороге появились новые виды, не встреченные на предыдущих отвалах: *Crepis nana*, *Erysimum hieracifolium*, *Androsace filiformis*. На вершине отвала *Artemisia leucophylla* дает уже 30 % покрытия, а в нижней части отвала она составляла до 10 %. Здесь произрастают *Populus suaveolens*, *Chosenia arbutifolia* до 4.5 м выс.

На отвалах 1988—1989 гг. доминируют пионерные группировки из *Chamaenerion angustifolium* и *Descurainia sophioides*. Здесь произрастают одиночные *Larix cajanderi*, *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*, также *Betula divaricata*, *Pinus pumila*, *Rosa acicularis*, тогда как *Salix bebbiana*, *S. schwerinii* встречаются с проективным покрытием до 25 %. На буграх *Chamaenerion angustifolium* образует небольшие заросли до 65 см выс., а между буграми растения достигают 1.3 м. Второй замещающий вид — *Descurainia sophioides* — на отвалах достигает 1.0—1.3 м выс. с покрытием 40—45 %, а в ложбинах — 90 см и покрытие 10—15 %. Средняя высота основной массы травостоя 46 см. В его сложении участвуют *Arctagrostis latifolia*, *Hordeum jubatum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Alopecurus aequalis*, *Artemisia vulgaris*, *Crepis nana*, *Heracleum dissectum* и др. Небольшие пятна между камнями образует *Polytrichum piliferum*. Голый грунт составляет 50 % площади.

На отвале 3-летнего возраста после повторной перемывки нами описан астрагаловый топольник. Зарастание идет древесными породами со средней высотой 5.4 м: *Populus suaveolens*, *Larix cajanderi*, *Chosenia arbutifolia* и *Betula plathyphylla*. Начали появляться маленькие кустики *Betula divaricata* и *Ribes fragrans*. Травостой в основном представлен *Astragalus schelichovii* с проективным покрытием 15—20 % и редкими *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamaenerion angustifolium*, *C. latifolium*. Пятна голого грунта занимают 60—75 % площади.

Ровные плоские вершины отвалов зарастают *Arctagrostis latifolia* (покрытие 15, местами до 40 %). Есть подрост *Larix* (25—50 см), *Populus* (80—120), *Betula pendula* (30) и *B. divaricata* (20 см). Участие трав незначительно: *Puccinellia hauptiana*, *Chamaenerion angustifolium*, *C. latifolium*, *Hordeum jubatum*, *Descurainia sophioides*, *Taraxacum lateritium*. Начинают появляться маленькие дернинки мха *Polytrichum juniperinum*. Голый грунт составляет от 40 до 90 % площади.

В долине речек вдоль дорог пониженные участки занимают ивняки из *Salix taraikensis* (40 % покрытия), *S. viminalis*, *S. schwerinii*, *S. bebbiana*. Они также произрастают на дорогах, образованных вездеходами. Здесь преобладает *Salix boganidensis* (сомкнутость 0.3—0.4), встречаются редкие кусты *Betula fruticosa*, *Pentaphylloides fruticosa*. На открытых участках среди ивняков много остролодочников: *Oxytropis leucantha*, *O. incana*, *O. sordida* и др. Других видов разнотравья немного: *Potentilla hyparctica*, *Astragalus schelichovii*, *Hedysarum arcticum*, *Moehringia lateriflora*, *Taraxacum lateritium*. Небольшими пятнами встречаются лишайники *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*. На более влажных участках распространены кочкарники (*Carex minuta*, 40 %; *Eriophorum vaginatum*, 10 %), рассеянно встречаются *Carex misandra*, *C. eleusinoides*, *C. concolor*. Из злаков для влажных мест характерна *Beckmannia syzigachne*, на более сухих — *Hordeum jubatum*, из разнотравья единично произрастают *Equisetum arvense*, *Tephroseris palustris*. На повышенных местах вдоль дорог встречается разнотравный луг. Здесь отмечены одиночные кусты *Pentaphylloides fruticosa*, *Rosa acicularis*, *Salix myrtilloides*. В травостое первый ярус образует *Arctagrostis latifolia* (90 см, 35—40 %). Второй ярус травостоя составляют растения со средней высотой 28 см с проективным покрытием 60 %. Преобладает *Oxytropis leucantha* (25 %) в примеси с *Pulsatilla multifida*, *Potentilla hyparctica*, *P. stipularis*, *Achillea millefolium*, *Campanula rotundifolia*, *Ranunculus propinquus*, *Festuca brachyphylla*, единичны *Chamaenerion latifolium*, *Polemonium boreale*, *Aster sibiricus*, *Crepis multicaulis*, *Corydalis sibirica*, *Helictotrichon dahuricum* и др.

В днище 15—20-летнего отстойника развита мохово-хвощовая группировка. Редкий травостой (средняя высота 39 см) в понижениях представлен *Equisetum fluviatile*, *E. arvense*, *Carex lapponica*, *C. eleusinoides*, *Eriophorum vaginatum*, *E. scheuchzeri*, *E. polystachion*. Более сухие места занимают *Arctagrostis latifolia*, *Beckmannia syzigachne*, *Hordeum jubatum*. На дренированных участках отстойников произрастают злаки: *Puccinellia hauptiana* (30 % покрытия), *Beckmannia syzigachne*, *Hordeum jubatum*, также встречаются *Ranunculus sceleratus*, *Tephroseris palustris*. Обильны зеленые мхи (до 70 % покрытия), преобладает *Bryum pseudotriquetrum* с незначительной примесью *Ceratodon purpureus*, *Marchantia polymorpha*. В моховом покрове много *Epilobium davuricum*.

Заброшенные пашни бывшего совхоза «Дружба». В растительных сообществах залежей встречается около 10 группировок, из которых преобладает 3-я. Группировка *Artemisia leucophylla* (30—40 % покрытия): в травостое принимают участие *Chamaenerion angustifolium*, *Erigeron politus*, *Potentilla anserina*, *Agrostis trinii*, *Equisetum arvense*, *Poa pratensis*, *Hordeum jubatum* и др.; у *Elytrigia repens* преобладают вегетативные побеги (10 %). Группировка *Potentilla anserina* (до 40 % покрытия): много *Alopecurus roshevitzianus* (10—15 %), встречаются *Poa pratensis*, *Equisetum arvense*, *Achillea millefolium*, *Sanguisorba officinalis*, *Gentianopsis barbata* и др. Группировка *Hordeum jubatum* (45 % покрытия): много *Lepidium densiflorum* (15 %), *Artemisia leucophylla* (10 %), также участвуют *Chenopodium album*, *Crepis tectorum*, *Chamaenerion angustifolium* и др. Пионерные мхи покрывают 20 % площади. Часть пашни действует, но находится на отдыхе второй год. На ней развита разнотравная группировка с общим покрытием до 60 %; преобладают *Chenopodium album* (30—40 %), *Erodium cicutarium* (30), *Polygonum aviculare* (15, местами до 40 %), встречаются *Potentilla anserina* и *Chenopodium album* (по 10 %), *Lappula squarrosa*, *Elytrigia repens*, *Lepidium densiflorum*, *Polygonum convolvulus*.

Заключение

В результате проведенных исследований выявлено, что в возобновлении растительного покрова на нарушенных территориях активное участие принимают аборигенные виды, которые составляют 60 % от выявленной флоры. Естественное зарастание отвалов и днищ отстойников проходит двумя путями: 1 — травянистыми растениями; 2 — древесными породами и ивами. В зарастании отвалов большие площади занимают пионерные группировки из *Chamaenerion angustifolium* и *Descurainia sophioides*, которые активны повсеместно в Якутии и дают от 20 до 40—45 % покрытия. Некоторые отвалы зарастают группировками *Artemisia leucophylla* (от 10 до 40 % покрытия) и *Arctagrostis latifolia* (15—40), нижняя часть отвалов — *Hordeum jubatum* (до 25 %).

На исследованной территории второй путь восстановления растительности доминирует. Активными видами зарастания на отвалах окрестностей ОАО «Победа» являются *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Salix taraikensis*, *S. schwerinii*, *S. rorida*, *Arctagrostis latifolia*, *Chamaenerion angustifolium*, *Astragalus schelichowii*, *A. norvegicus*, *Erigeron politus*, *Hordeum jubatum*. Днища старых отстойников зарастают *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex lapponica*, *Puccinellia hauptiana*. Вдоль дорог хорошо развиваются ивняки из *Salix taraikensis*, *S. bebbiana*.

В окрестностях ОАО «Октябрьский» на отвалах доминируют *Populus suaveolens*, *Chosenia arbutifolia*, *Descurainia sophioides*, *Chamaenerion angustifolium*, днища старых отстойников занимают *Hordeum jubatum*, *Alopecurus aequalis*. Вдоль дорог широко распространены группировки *Arctagrostis latifolia* и *Chamaenerion angustifolium*.

Район исследования, несмотря на небольшую плотность населения, локально испытывает интенсивное воздействие сельского хозяйства. Процесс зарастания растительности после сельскохозяйственной деятельности идет намного быстрее, чем на техногенных площадях, так как здесь почвенный покров почти не нарушается или нарушается в более слабой степени. На залежах активны *Artemisia leucophylla*, *Plantago depressa*, *Potentilla anserina*, *Alopecurus roshevitzianus*, *Hordeum jubatum*, *Achillea millefolium*, *Glaux maritima*. На пашне второго года отдыха преобладают *Chenopodium album*, *Lepidium densiflorum*, *Erodium cicutarium*, *Polygonum aviculare*.

В течение 30 и более лет (после повторных перемывок) по руслам рек и ручьев формируются дериваты коренных лесных сообществ, процесс полного восстановления которых в условиях сурового климата растягивается на многие десятилетия. В целом, несмотря на резко континентальный климат, возобновление растительности северотаежных лиственничных лесов на исследуемой территории идет достаточно быстро. В долинах горных рек активное участие принимают растения приречных галечников. Нанесение мелкозема способствовало бы ускорению процесса зарастания.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность работникам УКОП Оймяконского улуса, также ОАО «Победа» и «Октябрьский» и крестьянского хозяйства «Дружба» за оказанную помощь в проведении полевых работ.

Работа проведена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований «р2003Арктика_а» 03-04-96068.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас сельского хозяйства Якутской АССР. М., 1989. 115 с.

Захарова В. И., Копырина Л. И., Порядина Л. Н., Иванова Е. И. Биоразнообразие флоры антропогенных сообществ Восточной Якутии (бассейн Верхней Индигирки) // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Улан-Удэ, 2004. Ч. 1. С. 138—140.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 1—85.

Караваев М. Н., Добрецова Л. А. Краткий очерк растительности долины р. Неры в ее нижнем течении (бассейн верхней Индигирки) // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 11. С. 1544—1559.

Караваев М. Н., Скрябин С. З. Растительный мир Якутии. Якутск, 1971. 124 с.

Карпов Н. С., Захарова В. И. Динамика растительности горных экосистем с суперконтинентальным климатом при воздействии антропогенных факторов (верховья р. Индигирки) // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Улан-Удэ, 2004. Ч. 2. С. 26—28.

Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск, 1987. 156 с.

Русанов Б. С., Бороденкова З. Ф., Гончаров В. Ф. и др. Геоморфология Восточной Якутии. Якутск, 1967. 376 с.

Скрябин С. З. Степная растительность в среднем течении р. Индигирки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 1968. 23 с.

Скрябин С. З., Коноровский А. К. Растительность и почвы степей среднего течения Индигирки // Бот. матер. по Якутии. Якутск, 1975. С. 38—47.

Флора Сибири. 1987—1997. Новосибирск. Т. 1—13.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных территорий. М., 1995. 992 с.

Шелудякова В. А. Краткий очерк растительности наледей в Якутии // Матер. по растительности Якутии. Л., 1961. С. 94—105.

Юрцев Б. А. Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1978. Т. 68. № 11. С. 1566—1578.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск, 1981. 168 с.

Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N. Ainsworth and Birbis dictionary of the Fungi Edition. CAB I international, Egham. 1995. 616 p.

SUMMARY

60 years after the beginning of mining in the Eastern Yakutia, natural overgrowing the disturbed sites with plants was studied for the first time. Some data on the flora of the area under study, and the list of species active in overgrowing are given in the paper. Due to soil washout during gold mining as well as predominance of gravel-stony substrate in the gold mining area, overgrowing by trees prevails in the recovery of the vegetation cover.

УДК 582.29

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© Е. А. Домнина,[1] И. А. Шапиро,[2] О. Д. Быков[2]

ИЗМЕНЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ ЛИШАЙНИКОВ В РАЙОНЕ КИРОВО-ЧЕПЕЦКОГО ХИМИЧЕСКОГО КОМБИНАТА

E. A. DOMNINA, I. A. SHAPIRO, O. D. BYKOV. LICHENS PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION CHANGES IN THE VICINITY OF KIROVO-CHEPETSKII CHEMICAL FACTORY

[1] Вятский государственный гуманитарный университет
610007 Киров, ул. Ленина, 111
Факс (8332) 678-656
E-mail: domnina@bot.kirov.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: iashapiro@yandex.ru

Поступила 14.02.2006
Окончательный вариант получен 29.05.2006

Изучали влияние загрязнения Кирово-Чепецкого комбината на интенсивность фотосинтеза и дыхательную способность у лишайников *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa* и *P. canina*. Потенциальная интенсивность фотосинтеза у всех исследованных видов проявляла тенденцию к уменьшению, а дыхательная способность — к увеличению по мере повышения уровня загрязненности. Отношение дыхательной способности лишайников к потенциальной интенсивности фотосинтеза с повышением уровня загрязнения в большинстве случаев росло и нередко превышало контрольный уровень в 2—3 раза.

Ключевые слова: атмосферное загрязнение, дыхательная способность, потенциальная интенсивность фотосинтеза, лишайники.

Известно, что по мере увеличения загрязнения воздуха уменьшаются количество видов лишайников и их проективное покрытие (Инсарова, 1982; Горшков, 1990; Бязров, 2002; Черненькова, 2002). Под действием газообразных загрязнителей происходят изменения морфологического и структурного характера, однако в первую очередь меняются такие основные функции лишайников, как фотосинтез, дыхание и другие метаболические процессы (Блюм, 1984; Hyvarinen et al., 1993). Вместе с тем природа физиологического ответа лишайников на действие поллютантов изучена недостаточно.

Одним из источников атмосферного загрязнения воздушного бассейна в центральной части Кировской обл. является Кирово-Чепецкий химический комбинат (КЧХК). В атмосферу в ходе производства выбрасывается 88 различных загрязняющих веществ, в том числе оксиды серы, азота, углерода, аммиак, составляющие 52 % выбросов (Бурков, Елькин, 1993). Общий выброс загрязняющих веществ от КЧХК в 1999 г. составил 7.4 тыс. т, в 2000 г. — 9 тыс. т (Семеновых и др., 2000). На комбинате случаются аварии, в результате которых загрязняющие вещества попадают в атмосферу, и тогда содержание этих соединений превышает предельно допустимые концентрации.

Целью работы было изучение изменения интенсивности фотосинтеза и дыхания у лишайников под воздействием атмосферного загрязнения в районе Кирово-Чепецкого химического комбината.

Материал и методика

Для проведения эксперимента были выбраны 4 постоянные пробные площади (ППП) в одинаковых типах леса. Сходство участков определяли по положению в рельефе, таксационным показателям древостоя сосны, видовому составу напочвенного покрова, механическому составу и морфологии почв, направлению господствующих ветров и удалению от источника загрязнения.

Пробные площади были заложены в сосняках лишайниково-зеленомошных. Три участка находились по направлению преобладающих ветров на северо-востоке от комбината: на удалении 8 км (ППП-4) — сильное загрязнение; 12 км (ППП-3) — среднее загрязнение и 30 км (ППП-2) — слабое загрязнение. Контрольный участок (ППП-1) располагался в 30 км юго-западнее комбината.

Объектами исследования были выбраны лишайники, которые присутствовали на всех участках: *Evernia mesomorpha* Nyl., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd и *P. canina* (L.) Willd. Характеристика изученных видов представлена в табл. 1.

Материал для исследований собирали весной 1999 и 2000 гг. Эпифитные лишайники на каждой площадке брали вместе с субстратом не менее чем с 20 сосен на высоте 1—1.5 м, а эпигейные — из нескольких мест в пределах пробной площади. В лаборатории талломы очищали от субстрата, растительного мусора, почвы и вы-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика исследованных лишайников

Вид	Экологическая группа	Морфологический тип	Фотобионт
Evernia mesomorpha	Эпифитный	Кустистый	*Trebouxia*
Hypogymnia physodes	»	Листоватый	»
Cetraria islandica	Эпигейный	Кустистый	»
Peltigera aphthosa	»	Листоватый	*Coccomixa* + *Nostoc*
P. canina	»	»	*Nostoc*

сушивали до воздушно-сухого состояния. Собранный материал хранили в бумажных пакетах 1—2 месяца.

Поскольку природный материал неоднороден и очень вариабелен, обращали особое внимание на его усреднение (Brown et al., 1989). У кустистых лишайников брали подеции по возможности одного размера, у листоватых видов крупные слоевища разрезали на части. Подготовленный таким образом материал равномерно распределяли на все пробы опыта.

Перед определением физиологических показателей проводили прединкубацию лишайников в чашках Петри с дистиллированной водой, в климатической камере с температурой 10 ± 2 °С в течение 14 ч.

Потенциальную интенсивность фотосинтеза определяли при повышенной концентрации CO_2 (0.3—0.5 %) радиометрическим методом (Заленский и др., 1955). Экспозицию с $^{14}CO_2$ проводили в закрытой системе в течение 10 мин при освещенности 40 клк (150—160 $Вт \cdot м^2$ ФАР) и температуре 20 °С. В качестве источника света использовалась лампа ДРИЗ-400, снабженная водным конденсором, задерживающим тепловое излучение от лампы. Эксперимент проводили в 3—5 биологических повторностях. Интенсивность фотосинтеза выражали в мг $CO_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$ сухой массы.

Дыхательную способность определяли манометрическим методом по поглощению O_2 при температуре 25 °С на приборе Варбурга V 166 (Германия) (Semikhatova et al., 1971) в 4 биологических повторностях. Результаты выражали в мкл $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$ сухой массы.

При проведении лабораторных опытов растворы двуокиси серы получали непосредственно перед обработкой лишайников в модифицированном аппарате Киппа воздействием соляной кислоты на сульфит натрия (Шапиро, 1993) и разведением исходного раствора (500 мг SO_2 в л, или 500 ppm).

Статистическую обработку экспериментальных данных и расчет коэффициентов корреляции проводили по стандартным методикам (Зайцев, 1991). На рисунках и в табл. 3 представлены средние величины с указанием ошибки среднего квадратического отклонения. Достоверность различий средних оценивали по распределению Стьюдента при доверительной вероятности 95 %.

Для расчета отношения дыхание/фотосинтез мкл O_2 переводили в эквивалентное количество мг CO_2, полагая величину дыхательного коэффициента равной единице. Для перевода использовали множитель 0.001964 (перевод мкл в мл и затем в мг CO_2 умножением 0.001 на 1.964).

Результаты и их обсуждение

В районе исследования активность фотосинтеза и дыхания у хлоробионтных лишайников была ниже, чем у цианобионтных, что, вероятно, обусловлено двумя причинами. Во-первых, лишайники рода *Peltigera*, имея в слоевище цианобактерии, способны к фиксации атмосферного азота и гораздо богаче азотными соединениями, а это усиливает все обменные процессы. Во-вторых, плотный коровой слой таллома у исследованных хлоробионтных видов ограничивает доступ углекислого газа и создает высокое внутреннее сопротивление его диффузии в отличие от лишайников рода *Peltigera*, лишенных нижнего корового слоя.

Потенциальная интенсивность фотосинтеза. Изменение интенсивности ассимиляции CO_2 является одной из ранних ответных реакций лишайников на действие сернистого газа (Инсарова, 1982; Richardson, Nieboer, 1983; Блюм, 1984; Sigal, Johnston, 1986).

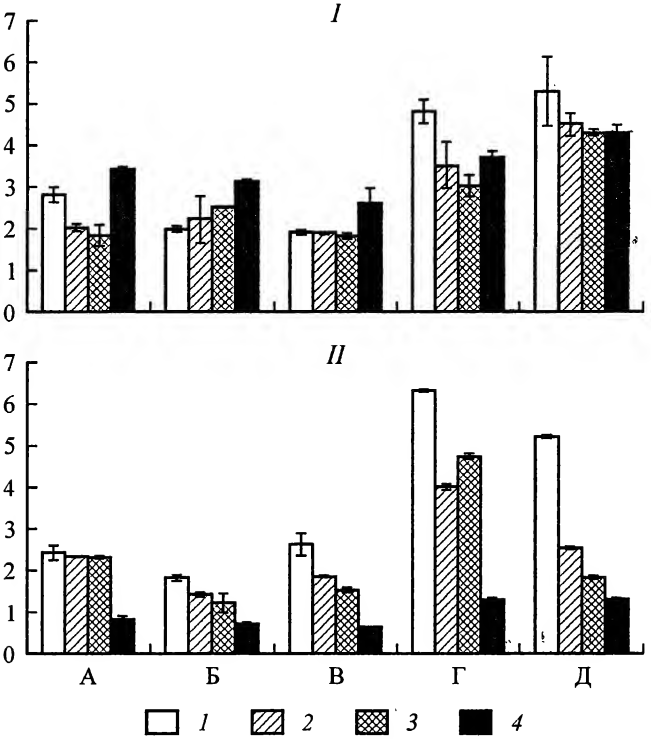


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза лишайников весной 1999 г. (*I*) и весной 2000 г. (*II*).

По оси абсцисс: А — *Evernia mesomorpha*, Б — *Hypogymnia physodes*, В — *Cetraria islandica*, Г — *Peltigera aphthosa*, Д — *P. canina*. По оси ординат — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot ч^{-1} \cdot г$ сух. массы. n = 3—4, p = 0.05. *1*—*4* — постоянные пробные площади (ППП-1—ППП-4).

Как видно из рис. 1, с приближением к источнику загрязнения — Кирово-Чепецкому химическому комбинату — величина потенциальной интенсивности фотосинтеза у *E. mesomorpha* весной 1999 г. при слабом (ППП-2) и среднем (ППП-3) загрязнении была ниже контрольного уровня и составила 72 и 64 % соответственно. В 2000 г. на этих же площадках потенциальная интенсивность фотосинтеза достоверно не отличалась от контроля. При сильном загрязнении (ППП-4) интенсивность фотосинтеза в 1999 г. была выше фоновой на 21 %, а весной 2000 г. фотосинтез этого лишайника был ниже контроля на 66 %. У остальных хлоробионтных лишайников интенсивность потенциального фотосинтеза весной 1999 г. повышалась по мере усиления загрязнения (*H. physodes*) или повышалась только при сильном загрязнении (ППП-4) (*C. islandica*), а весной 2000 г. снижалась на всех опытных площадках по сравнению с контрольным уровнем.

У цианобионтных лишайников в оба сезона исследований интенсивность фотосинтеза снижалась по мере увеличения загрязнения. Но если весной 1999 г. скорость фиксации CO_2 на ППП-4 составила 80, то в 2000 г. она составляла лишь 20—25 % от контроля.

Таким образом, определение потенциальной интенсивности фотосинтеза у лишайников выявило определенную тенденцию ослабления этого показателя под воздействием выбросов химического комбината. Особенно четко ослабление фотосинтеза под влиянием загрязнения проявилось в 2000 г., когда все изученные виды снижали ассимиляционную способность на пробных площадках по сравнению с контролем. Возможно, это связано с большей величиной вредных выбросов, как указано во введении.

Результаты измерения фотосинтеза у видов, в состав таллома которых входит зеленая водоросль *Trebouxia*, показали, что чувствительность к загрязнению практически не отличается у эпифитных (*E. mesomorpha* и *H. physodes*) и эпигейного (*C. islandica*) лишайников.

Поскольку в полевых условиях не представлялось возможным узнать состав загрязняющих веществ и длительность их воздействия, были проведены лабораторные опыты по влиянию на фотосинтез низких концентраций SO_3^{2-} и NO_3^-, которые содержатся в выбросах химического комбината. Лишайники в течение 20 ч выдерживали на дистиллированной воде, на растворах диоксида серы в концентрации 0.5 ppm и 5 ppm, а также на растворе HNO_3 в концентрации 5 мкмоль · $л^{-1}$.

Диоксид серы и азотная кислота приводили к повышению интенсивности процесса у *P. aphthosa*. По-видимому, снижение потенциальной активности фотосинтеза в районе исследования произошло под влиянием более высоких концентраций загрязнителей или в результате их более длительного воздействия.

Определение кислотности клеточного сока лишайников с пробных площадей не выявило ее зависимости от степени загрязнения. Следовательно, изменение интенсивности фотосинтеза не было обусловлено подкислением внутриклеточной среды.

Дыхательная способность. Атмосферные выбросы комбината оказали на дыхание лишайников в 1999 и 2000 гг. несколько различное воздействие (рис. 2). В первый год особенно усиливалось дыхание лишайников на ППП-3: у *E. mesomorpha* — на 68 %, у *H. physodes* — на 250, у *P. aphthosa* — на 80, у *P. canina* — на 76 % от контроля. На самом близком к источнику загрязнения участке — ППП-4 — интенсивность дыхания у этих видов была выше на 32, 170, 59 и 67 % соответственно по сравнению с контролем и только у *C. islandica* оказалась на 16 % ниже, чем в контроле.

Данные 2000 г. подтвердили тенденцию усиления поглощения O_2 под влиянием атмосферного загрязнения. Наиболее значительное усиление процесса произошло на ППП-4, хотя эффект усиления (от 15 до 65 % по сравнению с контролем) был слабее, чем в 1999 г. У *C. islandica* вместо понижения дыхания, отмеченного в 1999 г., наблюдалось его повышение на 41 %.

Отмеченные различия в показателях фотосинтеза и дыхания по годам, по-видимому, были связаны не только с объемом и составом промышленных выбросов комбината, но и с влиянием климатических показателей: выпадением осадков, температурой, направлением ветра, а также с характером поступления поллютантов в атмосферу и продолжительностью их действия на лишайники. Различное действие атмосферных загрязнителей на отдельные виды лишайников может быть связано с их физиологическими и анатомо-морфологическими особенностями. В частности, особая реакция на загрязнение у *C. islandica*, вероятно, объясняется наличием плотного, прозоплектенхимного корового слоя, препятствующего проникновению вредных газов в таллом, в отличие от параплектенхимного слоя у других изученных видов.

Для исследования динамики процесса дыхания под влиянием SO_2 в низких и высоких концентрациях, а также нейтральной соли азота проводили лабораторные опыты. Лишайники в течение 20 ч выдерживали на дистиллированной воде, на растворах SO_2 в концентрации 5 и 100 ppm и на растворе KNO_3 в концентрации 50 мкмоль · $л^{-1}$.

Оказалось, что по сравнению с дистиллированной водой низкая концентрация SO_2 приводила к повышению дыхательной способности у *E. mesomorpha* и *P. aphthosa* и к снижению интенсивности этого процесса у *H. physodes* и *C. islandica*. Кон-

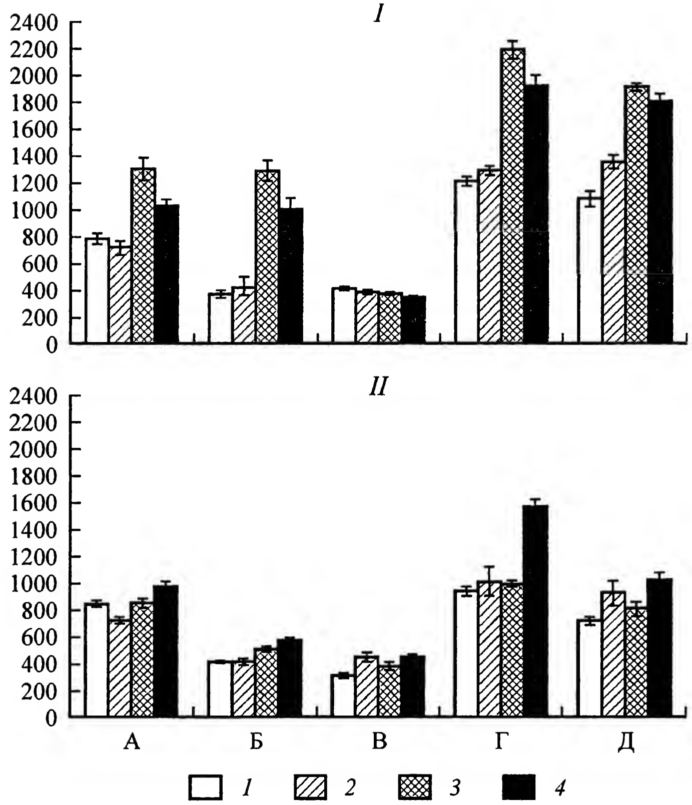


Рис. 2. Дыхательная способность лишайников весной 1999 г. (*I*) и весной 2000 г. (*II*).

По оси абсцисс: А — *Evernia mesomorpha*, Б — *Hypogymnia physodes*, В — *Cetraria islandica*, Г — *Peltigera aphthosa*, Д — *P. canina*. По оси ординат: дыхательная способность, мкл $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$ сух. массы n = 3—4, p = 0.05. *1*—*4* — постоянные пробные площади (ППП-1—ППП-4).

центрация 100 ppm сильно угнетала дыхание у всех лишайников. Достоверного изменения дыхательной способности у образцов, выдержанных на растворе нитрата калия, не наблюдалось, хотя намечается тенденция снижения этого процесса. Полученные результаты дают основание полагать, что и в полевых условиях усиление дыхания могло происходить в результате воздействия низких концентраций SO_2, а понижение — при более высоких концентрациях этого поллютанта. Более сильное влияние SO_2 в лабораторном эксперименте по сравнению с полевым опытом объясняется, по-видимому, тем, что опытные концентрации диоксида серы превышали его концентрации в природе. Кроме того, в естественных условиях обитания действие этого загрязнителя могло нейтрализоваться аммиаком. Следует также иметь в виду, что сухие лишайники более устойчивы к загрязнению (Richardson, Nieboer, 1983). Поэтому в полевых условиях, когда эти организмы часто высыхают, они более толерантны к вредному воздействию газов, чем увлажненные в лаборатории образцы.

Повышение дыхательной способности, которое наблюдалось у большинства изученных нами лишайников, было отмечено и другими исследователями при незначительном воздействии загрязняющих веществ, в том числе и сернистого ангидрида, в окрестностях Костомукшского горно-обогатительного комбината (Вайнштейн и др., 1994) и около цементного завода в Воркутинском промышленном районе (Шапиро, Равинская, 1996).

Активация дыхания может быть связана с включением сульфитных ионов в качестве субстрата окисления в цепь транспорта электронов, с ассимиляцией нитратных и аммонийных ионов, выдвигающих повышенные требования к дыхательному метаболизму. По-видимому, уровень загрязнения в исследуемом районе был недостаточно высок, чтобы привести к подавлению дыхания, оказавшегося более устойчивым процессом, чем фотосинтез.

Связь фотосинтеза и дыхания. Представлял интерес вопрос об изменении соотношения между интенсивностью дыхания и фотосинтеза у лишайников, находившихся в разных условиях загрязнения. По имевшимся данным были рассчитаны величины соотношения дыхательной способности лишайников к потенциальной интенсивности фотосинтеза (дыхание/фотосинтез). При расчете принимали дыхательный коэффициент равным единице, а размерность дыхания (мкл $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$ сух. массы) переводили в единицы измерения потенциальной интенсивности фотосинтеза (мг $CO_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$ сух. массы). Экспериментальные данные по дыханию за оба года исследований в новой размерности представлены в табл. 2.

Далее были рассчитаны отношения дыхание/фотосинтез (табл. 3). По данным табл. 3 четко прослеживается тенденция роста отношения дыхание/фотосинтез с переходом от контрольной площадки ППП-1 к опытным. На контрольной площадке дыхание за два года составляло в среднем 42 ± 13 % от фотосинтеза, на ППП-2 — 57 ± 13, на ППП-3 — 85 ± 31, на ППП-4 — 126 ± 37 %. Тот факт, что отношение дыхание/фотосинтез у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения может возрастать в 2—3 раза и более, нельзя не учитывать, проводя мониторинг и оценку продуктивности биоценозов в различных условиях антропогенного воздействия.

Вторая сторона связи фотосинтеза и дыхания в условиях атмосферного загрязнения касалась характера и величины корреляции между показателями этих процессов. По экспериментальным данным табл. 2 и 3 были рассчитаны коэффициенты корреляции между фотосинтезом и дыханием лишайников (табл. 4) в зависимости от уровня загрязнения (а) и вида лишайника (б).

Положительные и достаточно высокие значения коэффициентов корреляции в табл. 4 (а) указывают на то, что в пределах одной и той же площадки между фотосинтезом и дыханием исследованных видов лишайников существует положительное соответствие: бóльшим значениям фотосинтеза отвечают бóльшие значения дыхания. Иная картина имеет место в табл. 4 (б): отрицательные значения коэффициентов корреляции указывают на отрицательную связь между фотосинтезом и дыханием у данного вида лишайника, взятого с разных площадок. С увеличением

ТАБЛИЦА 2

Дыхательная способность лишайников, собранных в районе Кирово-Чепецкого комбината (мг $CO_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$ сух. массы)

Вид лишайника	1999 г.				2000 г.			
	ППП-1	ППП-2	ППП-3	ППП-4	ППП-1	ППП-2	ППП-3	ППП-4
А	1.53	1.40	2.55	2.01	1.65	1.42	1.67	1.90
Б	0.72	0.84	2.52	1.94	0.81	0.81	1.00	1.11
В	0.82	0.75	0.74	0.69	0.63	0.91	0.77	0.89
Г	2.38	2.55	4.30	3.79	1.84	1.97	1.94	3.04
Д	2.14	2.66	3.77	3.57	1.40	1.80	1.57	1.98

Примечание. А — *Evernia mesomorpha*, Б — *Hypogymnia physodes*, В — *Cetraria islandica*, Г — *Peltigera aphthosa*, Д — *Peltigera canina*. ППП-1—ППП-4 — постоянные пробные площади 1—4.

ТАБЛИЦА 3

Отношение дыхание/фотосинтез (в %) у лишайников в районе Кирово-Чепецкого химического комбината

Вид лишайника	1999 г.				2000 г.			
	ППП-1	ППП-2	ППП-3	ППП-4	ППП-1	ППП-2	ППП-3	ППП-4
А	54.5	70.0	142.0	59.0	68.9	61.8	72.5	237.6
Б	36.9	38.3	101.0	63.0	44.8	57.9	83.0	159.1
В	43.1	39.5	41.1	26.4	24.2	50.3	51.5	148.0
Г	49.7	72.8	143.4	102.6	29.2	49.2	41.2	234.2
Д	40.4	59.2	87.7	83.0	26.9	72.0	87.1	152.0
Среднее	44.9 ± 7.1	56.0 ± 16.4	103.0 ± 42	66.8 ± 28.5	38.8 ± 18.6	58.2 ± 9.3	67.1 ± 20	186 ± 45

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2.

уровня атмосферного загрязнения тенденции изменения фотосинтеза и дыхания в общем противоположны: интенсивность фотосинтеза в основном ослабевает, а дыхательная способность, наоборот, усиливается.

На основании полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. Потенциальная интенсивность фотосинтеза у 5 видов лишайников, находившихся в условиях атмосферного загрязнения в районе Кирово-Чепецкого химического комбината, проявляла тенденцию к уменьшению по мере повышения уровня загрязненности.

2. Дыхательная способность у тех же видов проявляла тенденцию к повышению с повышением уровня загрязненности.

3. Отношение дыхательной способности лишайников по CO_2 к потенциальной интенсивности фотосинтеза с повышением уровня атмосферного загрязнения в большинстве случаев увеличивалось и нередко превышало контрольный уровень в 2—3 раза.

4. В пределах каждой пробной площадки между фотосинтезом и дыханием исследованных видов лишайников наблюдалась положительная корреляция с коэффициентом корреляции в среднем около 0.84.

5. Для конкретного вида лишайника, собранного с разных пробных площадок, наблюдалась отрицательная корреляция между фотосинтезом и дыханием (коэффициент корреляции в среднем около –0.60), что подтверждает противоположную тенденцию в реакции фотосинтеза и дыхания лишайников на атмосферное загрязнение.

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты корреляции между фотосинтезом и дыханием у лишайников в районе Кирово-Чепецкого химического комбината в 1999 и 2000 гг. в зависимости от уровня загрязнения (а) у разных видов (б)

(а)			(б)		
Площадка	1999 г.	2000 г.	Вид	1999 г.	2000 г.
ППП-1	0.953	0.664	А	−0.187	−0.800
ППП-2	0.922	0.891	Б	0.689	−0.924
ППП-3	0.724	0.789	В	−0.716	−0.741
ППП-4	0.908	0.850	Г	−0.724	−0.927
Среднее	0.877	0.798	Д	−0.885	−0.786

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блюм О. Б. Влияние газообразных атмосферных загрязнителей на лишайники // Междунар. школа по лихеноиндикации. Таллин, 1984. С. 35—51.

Бурков Н. А., Елькин М. Т. Атмосферный воздух // Охрана окружающей природной среды Кировской области: проблемы и перспективы / Под ред. Н. А. Буркова, В. А. Клочкова. Киров, 1993. С. 152—213.

Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.

Вайнштейн Е. А., Лазарева И. П., Поташева М. А. и др. Индикация загрязнения воздуха в районе действия Костомукшского горно-обогатительного комбината // Народное хозяйство Республики Коми. 1994. Т. 3. № 1. С. 62—67.

Горшков В. В. Влияние атмосферного загрязнения окислами серы на эпифитный лишайниковый покров северотаежных сосновых лесов // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 144—159.

Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.

Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.; Л., 1955. 90 с.

Инсарова И. Д. Влияние сернистого газа на лишайники // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1982. Т. 5. С. 33—48.

Семеновых Ю. А., Кочурова М. Б., Попова А. М., Ширяев В. В. Атмосферный воздух // О состоянии природной среды в Кировской области в 1999 году: Региональный доклад. Киров, 2000. С. 5—18.

Черненькова Т. В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М., 2002. 192 с.

Шапиро И. А. Влияние сернистого ангидрида на содержание азота и пероксидазную активность у лишайников // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 66—72.

Шапиро И. А., Равинская А. П. Влияние атмосферного загрязнения в Воркутинском промышленном районе на дыхание и клеточную проницаемость у лишайников // Тр. Коми НЦ УрО РАН. 1996. № 143. С. 115—120.

Brown D. H., Cureton-Brown M. M., Kershaw K. A. Electrophoretic variation in a population of the lichen Peltigera rufescens (Weis.) Willd. // New Phytol. 1989. Vol. 112. N 4. P. 561—568.

Hyvarinen M., Soppela K., Halonen P. et al. Review of fumigation experiments on lichens // Aquilo Ser. Bot. 1993. Vol. 32. P. 21—31.

Richardson D. H. S., Nieboer E. Ecophysiological responses of lichens to sulphur dioxide // J. Hattori Bot. Lab. 1983. Vol. 54. P. 331—351.

Semikhatova O. A., Chulanovskaja M. V., Matzner H. Manometric method of plant photosynthesis determination // Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods. Ed. Z. Sestak, J. Catsky, P. Y. Jarvis. 1971. P. 238—256.

Sigal L. L., Johnston J. W. Effects of acidic rain and ozone on nitrogen fixation and photosynthesis in the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. // Environ. Exp. Bot. 1986. Vol. 26. N 1. P. 59—64.

SUMMARY

Alteration of photosynthetic and respiratory activity of *Evernia mesomorpha* Nyl., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. and *P. canina* (L.) Willd. due to air pollution of the Kirovo-Chepetskii chemical factory was investigated. All lichen species in question showed a tendency of photosynthetic activity decrease and respiration increase with the raise of pollution level. The respiration/photosynthesis ratio raised with the pollution level, the more pollution level of the site the higher a ratio.

УДК 58.12.581.43 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© Е. Н. Икконен

ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ *ERIOPHORUM VAGINATUM* (*CYPERACEAE*)

E. N. IKKONEN. INTENSITY OF *ERIOPHORUM VAGINATUM* (*CYPERACEAE*) ROOTS RESPIRATION

Институт биологии КарНЦ РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (8142) 76-98-10
E-mail: ikkonen@krc.karelia.ru

Поступила 13.01.2005
Окончательный вариант получен 15.12.2005

В лабораторных условиях исследовано влияние температуры почвы, освещенности надземной части растений, оводненности корней и концентрации CO_2 на интенсивность дыхания подземной биомассы пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum*). Установлено, что температура обусловливает 30—60 %, а освещенность 10—40 % вариаций выделения диоксида углерода подземной биомассой растений. Методами статистического анализа определена зависимость дыхания белых корней, черных корней, прикорневых частей стеблей и ветоши от температуры и освещенности. При изменении температуры почвы от 2 до 32 °C и освещенности надземной части растений от 0 до 320 $Вт \cdot м^2$ средние значения дыхания белых корней и стеблей растений составляют 1.33 ± 0.17 и 1.12 ± 0.17 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ соответственно. Интенсивность дыхания черных корней в среднем в 2.6 раза ниже, чем белых. С повышением температуры максимум дыхания корней наблюдался при более низкой освещенности растений; при увеличении освещенности оптимум интенсивности дыхания корней и прикорневых стеблей регистрировался при понижении температуры.

Ключевые слова: *Eriophorum vaginatum*, дыхание корней, дыхание стеблей, температура, освещенность, оводненность, концентрация CO_2.

Интенсивность дыхания корней определяется массо- и энергообменом растений, первичным звеном которого является фотосинтез, причем на дыхание корней расходуется от 10 до 50 % образуемых в процессе фотосинтеза углеводов (Lambers et al., 1996). Более высокие величины расходов относятся к естественным экосистемам с низким уровнем минерального питания.

Из 60 Гт атмосферного диоксида углерода, поглощаемого всей наземной растительностью за год, 15 Гт возвращается в атмосферу за счет дыхания корней растений (Заварзин, 1993). Вклад корневого дыхания составляет в среднем 50 % от общей эмиссии CO_2 из почвы (Кудеяров и др., 1995), но эта величина может меняться в пределах 10—90 % в зависимости от климатических условий, типов ценозов и почв. Таким образом, потери углерода посредством корневого дыхания являются важной составляющей углеродного баланса растительных экосистем. У торфяных (органогенных) почв вклад корней растений в общий поток CO_2 в атмосферу составляет в течение вегетационного периода 35—45 % (Silvola et al., 1985).

Множественность путей, сложная организация и регуляция дыхания обеспечивают приспособление растительных организмов к постоянно меняющимся условиям (Головко, 1999). Основными факторами среды, определяющими интенсивность дыхания корней, служат температура (Billings et al., 1977; Atkin et al., 2000), концентрация CO_2 и O_2 в корнеобитаемой зоне (Rakoncray et al., 1997; Vose, 1999; Clinton, Buchmann, 2000; George et al., 2003), освещенность надземной части растений, фотопериод (Veen, 1981) и влажность почвы (Bouma et al., 1997).

Задачей данной работы являлась оценка интенсивности дыхания корней и прикорневых частей стеблей в ходе вегетации растений обитающего на болотах вида *Eriophorum vaginatum* L. — пушицы влагалищной — при различных уровнях температуры почвы, освещенности надземной части и оводненности корней как части исследований по оценке влияния осушительной мелиорации на интенсивность образования CO_2 в торфяной залежи открытого мезоолиготрофного болота.

Материал и методика

Образцы растений *E. vaginatum* отбирали на открытом мезоолиготрофном болоте в южной Карелии. Для этого из торфяной залежи вырезали 10—12 монолитов диаметром 20 и высотой 30 см, с минимальными повреждениями произрастающих на них растений (Тычинин и др., 2005). Монолиты помещали на 5 сут в постоянные условия температуры (15 °С) и освещенности (85 Вт · $м^{-2}$). Затем на растения в течение суток воздействовали различными сочетаниями температуры (2, 7, 15, 25 и 32 °С) и освещенности надземной части (0, 50, 170, 250, 320 Вт · $м^{-2}$), после чего в этих же условиях измеряли интенсивность дыхания корней.

Перед началом измерения интенсивности дыхания подземную часть растений, не отделенную от надземной части, аккуратно механически очищали от торфа. Отобранные монолиты, в зависимости от густоты произрастания растений, разделяли на 10—15 образцов, подземную часть которых быстро промывали сначала в проточной, а затем дважды в дистиллированной воде. Как было показано, выбор «сухого» или «влажного» метода удаления почвы с поверхности корневой системы растений не влияет на скорость дыхания корней (Rakoncray et al., 1997). Подземную часть растений помещали в стеклянную камеру объемом 300 $см^3$ так, чтобы верхняя часть прикорневых стеблей растений располагалась в отверстии резиновой пробки, закрывавшей камеру, которую герметизировали вазелином. Надземная часть растений находилась вне системы измерения CO_2-газообмена. Интенсивность дыхания определяли по скорости увеличения концентрации CO_2 в замкнутом воздушном пространстве камеры, которую регистрировали в среднем со скоростью 2 измерения в секунду в течение 10 мин при помощи газоанализатора CO_2 DX6000, LMR (Россия), соединенного с камерой поливинилхлоридными трубками. Быстрое выравнивание концентрации углекислого газа в системе камера—газоанализатор достигалось при помощи вентилятора. Для оценки влияния концентрации углекислого газа в почвенном воздухе на скорость дыхания корней продолжительность измерений увеличивали до 20 мин.

С момента освобождения подземной части растений от торфа, т. е. с момента изменения состава воздуха, окружавшего корни, до начала измерения проходило 20—60 мин. Это время включало в себя подготовку образцов, помещение их в камеры, термостатирование, измерение. Все эти манипуляции не вносили больших погрешностей в результаты опыта, так как ранее было показано (Rakoncray et al., 1997), что примерно за такой период времени происходит стабилизация дыхания после нарушения газового режима воздушного пространства, окружающего корни.

С целью исследования влияния оводненности корней на интенсивность дыхания их высушивали до воздушно-сухого состояния при соответствующей измерениям температуре в течение 15 ч.

Измерения проводили в 2—3-кратной аналитической и 5—8-кратной биологической повторности. После окончания измерения подземную часть растений отделяли от надземной и разделяли на белые (1-го года жизни), черные (3—4-го года жизни) корни, дальше прикорневые части стеблей и ветошь взвешивали, затем высушивали в течение 24 ч при температуре 104 °С для определения абсолютно сухого веса и содержания воды. Все расчеты в опыте выполнены на грамм сухой массы.

Опыты проводили в мае, июле и сентябре 2004 г. Обобщенные результаты опыта представляли в графической форме.

Для определения зависимости дыхания от исследуемых факторов среды использовали методы регрессионного анализа (пакет Statgraphic и Statistica).

Результаты и обсуждение

Начальная концентрация CO_2 в измерительной системе во время опыта варьировала в пределах 400—500 ppm. Влияние кратковременных повышений концентрации углекислого газа на интенсивность дыхания корней *E. vaginatum* представлено на рис. 1. Увеличение концентрации газа на 100 ppm уменьшало скорость дыхания корней в среднем на 15—20 %. Поскольку в опыте использовали замкнутую систему для измерения потоков CO_2, для минимизации влияния концентрации CO_2 на дыхание органов растений продолжительность измерения выбирали таким образом, чтобы не допустить изменения содержания газа в системе более чем на 50 ppm.

Рядом исследований (Lambers et al ., 1996; Rakoncray et al., 1997; Vose, 1999; Clinton, Buchmann, 2000; George et al., 2003) показано отрицательное влияние кратковременных повышений концентрации углекислого газа как в атмосфере, так и в почве на дыхание корней растений. В естественных условиях содержание CO_2 в почвенном воздухе верхних горизонтов торфяных залежей варьирует в пределах от 1700—2600 ppm (Смирнов, 1983) до 1800—2000 ppm (Шкуринов, Трибис, 1968; Макаров, 1988). Наши опыты показали значительное снижение интенсивности дыхания корневой системы *E. vaginatum* при увеличение концентрации CO_2 в окружающем корни воздухе: кратковременное повышении концентрации газа с 400 до 1000 ppm снижало интенсивность дыхания корней в среднем в 2 раза. Предполагается, что снижение дыхания корней в условиях повышенного содержания углекислого газа в окружающей атмосфере обусловлено изменением внутриклеточного pH, подавлением дыхательных энзимов, а также уменьшением градиента концентрации газа между ризосферой и тканями растений (Amthor, 1991; Qi et al., 1994).

Средняя по образцам монолитов плотность проективного покрытия *E. vaginatum* составила 40 %. В весенне-летний период вегетации средняя масса белых и черных корней растений в монолитах составляла 0.16 и 0.28 г соответственно, биомасса прикорневых частей стеблей и ветоши — 0.13 и 2.23 г. В весенний и осенний периоды измерений доля белых корней в общей подземной биомассе растений составляла в среднем 6.0, а в летний 6.5 %. Доля черных корней в подземной биомассе растений во время вегетационного периода постепенно снижалась с 12 до 8 %.

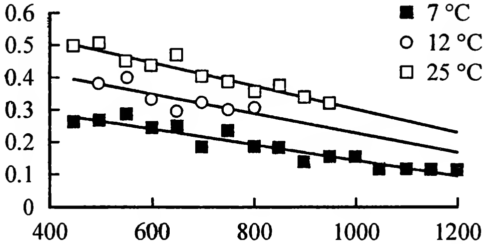


Рис. 1. Зависимость интенсивности выделения диоксида углерода подземной биомассой *Eriophorum vaginatum* от концентрации CO_2 при различной температуре почвы.

По оси ординат — интенсивность выделения диоксида углерода, мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$; по оси абсцисс — концентрация CO_2 в воздушном пространстве измерительной камеры, ppm.

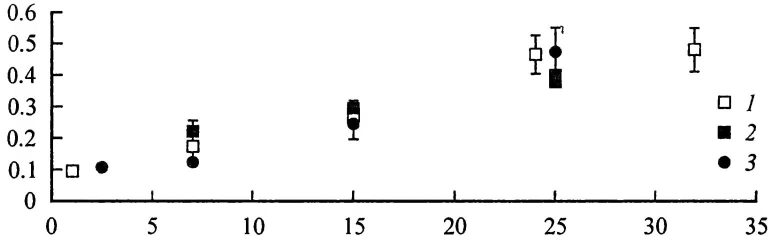


Рис. 2. Влияние температуры на интенсивность выделения CO$_2$ подземной биомассой *Eriophorum vaginatum* в течение вегетации.

1 — май, *2* — июль, *3* — сентябрь. По оси ординат — интенсивность выделения диоксида углерода, мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$; по оси абсцисс — температура, °C.

Стебли в весенне-летний период составляли в среднем 3.7 % подземной биомассы растений. К осени биомасса возросла, и доля стеблей в ней увеличилась до 6 %. Доля ветоши в течение всего вегетационного периода была около 80 % общей подземной биомассы *E. vaginatum*.

В диапазоне температур 7—25 °C и освещенности 0—330 Вт · м$^{-2}$ средние значения интенсивности выделения CO$_2$ общей подземной живой и неживой биомассой *E. vaginatum* были равны: 0.36 ± 0.05 мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$ в период начала сезона вегетации (n = 119), 0.31 ± 0.02 мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$ в период активной вегетации (n = 220) и 0.31 ± 0.05 мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$ в конце периода вегетации (n = 72). Статистическая обработка экспериментальных данных показала, что в весенних и летних опытах температура обусловливала в среднем 30 % вариаций выделения CO$_2$ подземной биомассой растений, а в осенних опытах — до 60 % вариаций.

Влияние температуры на выделение CO$_2$ общей подземной биомассой растений представлено на рис. 2. При повышении температуры от 2 до 25 °C средняя по всему диапазону освещенности интенсивность выделения CO$_2$ усиливалась с 0.10 до 0.42 мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$. Дальнейшее повышение температуры до 32 °C не вызвало статистически значимого усиления интенсивности дыхания. Не выявлено достоверных различий ($P > 0.05$) в интенсивности выделения CO$_2$ подземной биомассой образцов растений различного периода вегетации и при равных температурных условиях. Однако при температуре 7 °C дыхание подземной биомассы растений в сентябре статистически значимо ниже ($P < 0.05$) по сравнению с растениями весенне-летнего периода.

В весенне-летних и осенних экспериментах влияние освещенности обусловило соответственно 10 и 40 % вариаций интенсивности выделения углекислого газа подземной биомассой *E. vaginatum*, вероятно вследствие зависимости интенсивности дыхания корневой системы растения от величины фотосинтеза и потока ассимилянтов, поступающих в корни (Наумов, 1981). В условиях низких температур (7 °C) статистически достоверного ($P > 0.05$) изменения интенсивности выделения CO$_2$ при изменении освещенности надземной части растений от 0 до 200 Вт · м$^{-2}$ не выявлено (рис. 3). В этих условиях средняя интенсивность дыхания была равна 0.17 ± 0.04 мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$. Дальнейшее повышение освещенности при низких температурах статистически достоверно усиливало выделение CO$_2$ до 0.34 ± 0.03 мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$. При температуре 15 °C и освещенности 150—200 Вт · м$^{-2}$ интенсивность выделения CO$_2$ статистически достоверно отличалась от соответствующих значений в темноте (0.22 ± 0.04 мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$) и составила в среднем 0.33 ± 0.05 мг CO$_2$ · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$. Повышение освещенности до 320 Вт · м$^{-2}$ не повлияло на интенсивность выделения CO$_2$ при данной температуре. При температуре 25 °C максимальное выделение CO$_2$ под-

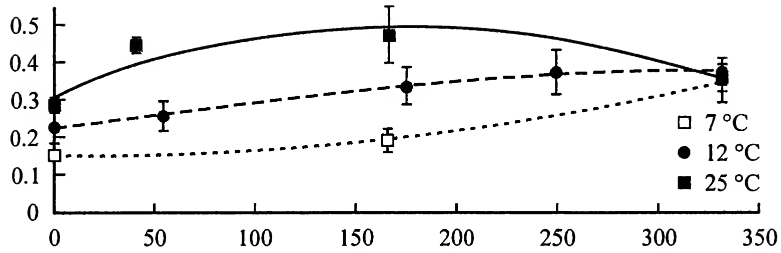


Рис. 3. Влияние освещенности надземной части растений на интенсивность выделения CO_2 подземной биомассой *Eriophorum vaginatum*.

По оси ординат — интенсивность выделения диоксида углерода, мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$; по оси абсцисс — освещенность надземной части растений, $Вт \cdot м^{-2}$.

земными органами, достигающее 0.47 ± 0.03 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$, отмечалось при освещенности 100—250 $Вт \cdot м^{-2}$; повышение освещенности до 330 $Вт \cdot м^{-2}$ снижало интенсивность выделения диоксида углерода до 0.35 ± 0.02 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$. При освещенности 330 $Вт \cdot м^{-2}$ в диапазоне температур от 7 до 25 °C не выявлено статистически достоверных различий в скорости выделения CO_2.

Среднее содержание воды в корнях и прикорневых частях стеблей растений составляло 84, в черных корнях — 88 %. Не выявлено также корреляции оводненности корней с интенсивностью выделения CO_2 подземной биомассой растений ($r = 0.07$—0.13).

Регрессионный анализ опытных данных позволил получить обобщенные зависимости (модели) интенсивности выделения CO_2 общей подземной биомассой *E. vaginatum* (R, R_0, мг $CO_2 \cdot ч^{-1}$) от условий температуры (T, °C) и освещенности надземной части растений (I, $Вт \cdot м^{-2}$) (1) и от температуры в условиях темноты (2):

$$R = -0.395721 + 0.046451 \cdot T - 0.000501 \cdot T^2 + 0.000002 \cdot I^2 + \\ + 0.000040 \cdot T \cdot I - 6.3 \cdot 10^{-9} \cdot T^2 \cdot I^2 + 1.06332 \cdot m_б + 0.845901 \cdot m_с + 0.09427 \cdot m_в, \quad (1)$$

$$R_0 = -0.3309 + 0.0518 \cdot T - 0.0007 \cdot T^2 + 1.313 \cdot m_б + 0.8428 \cdot m_с + \\ + 0.1912 \cdot m_ч + 0.0480 \cdot m_в, \quad (2)$$

где $m_б$ — масса белых корней в образцах, $m_с$ — масса стеблей, $m_ч$ — масса черных корней, $m_в$ — масса ветоши.

Рассчитанная по формуле (1) интенсивность дыхания корней первого года и прикорневых частей побегов *E. vaginatum* представлена на рис. 4. При изменении температуры почвы от 2 до 30 °C и освещенности надземной части растений от 0 до 320 $Вт \cdot м^{-2}$ средняя интенсивность дыхания белых корней и стеблей растений составляла 1.33 ± 0.17 и 1.12 ± 0.17 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ соответственно. При температурах 0—5 °C средняя скорость дыхания корней составила 0.93 ± ± 0.17 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$.

Согласно модели (1), зависимость интенсивности дыхания корней и прикорневых частей стеблей от освещенности в условиях низких температур носит экспоненциальный характер. В диапазоне температур 15—25 °C эта зависимость меняется на близкую к линейной. При дальнейшем повышении температуры влияние освещенности на дыхание подземных органов растений ослабевает. Максимальные расчетные значения интенсивности дыхания белых корней и прикорневых частей стеблей *E. vaginatum* составили соответственно 1.65 ± 0.17 и 1.43 ± ± 0.17 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$. Модельные величины интенсивности дыхания черных

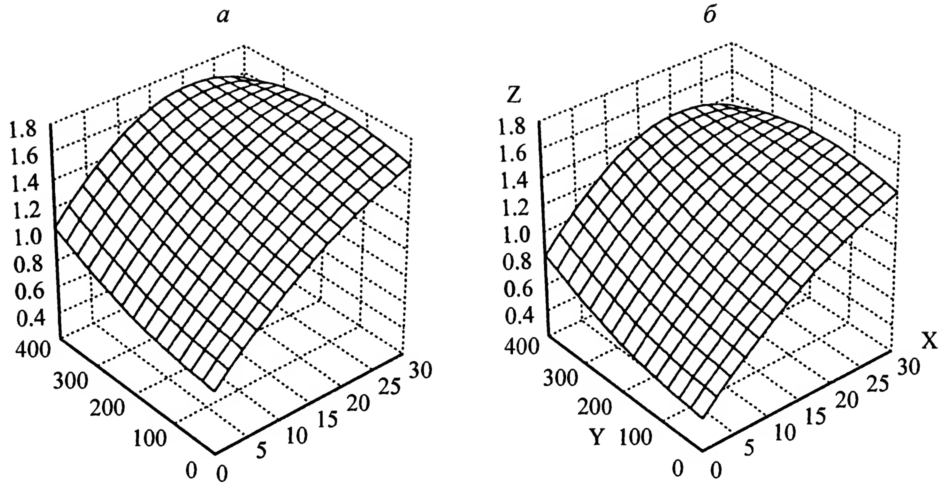


Рис. 4. Модельные значения интенсивности дыхания белых корней (*а*) и прикорневых частей стеблей (*б*) *Eriophorum vaginatum*.

По оси Z — интенсивность выделения CO_2, мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$; по оси X — температура, °C; по оси Y — освещенность надземной части растений, Вт · $м^{-2}$.

корней растений в диапазоне температур 5—30 °C составили в среднем 0.53 ± ± 0.19 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$. Согласно модели (2), выделение CO_2 корнями третьего-четвертого года прекращается при температуре почвы 3—6 °C (рис. 5). Q_{10} дыхания черных корней было равным 2.0, что близко к известным данным для торфяных почв (Bridgham, Richardson, 1991; Moore, Dalva, 1993). Различия в интенсивности выделения диоксида углерода черными корнями растений и ветошью статистически недостоверны.

Наши опыты показали, что интенсивность дыхания подземных органов растений зависит от соотношения температуры почвы и освещенности растений. При близкой к 0 °C температуре почвы дыхание корневой системы *E. vaginatum* идет со средней скоростью 0.09 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$, что близко к установленным для других видов растений болот (Billings et al., 1977). В диапазоне температур почвы 0—30 °C и низкой освещенности надземной части растений максимум дыхания белых корней и стеблей растений не достигается (рис. 4). Анализ модели (1) показывает, что в условиях освещенности 200 Вт · $м^{-2}$ дыхание органов стабилизируется при 23—25 °C. Дальнейшее усиление освещенности смещает максимум

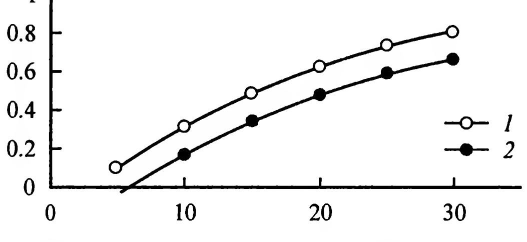


Рис. 5. Модельные значения интенсивности выделения CO_2 черными корнями и ветошью *Eriophorum vaginatum*.

1 — корни черные, *2* — ветошь. По оси ординат — интенсивность выделения CO_2, мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$; по оси абсцисс — температура, °C.

интенсивности дыхания корней и прикорневых частей стеблей в сторону пониженных температур. Наиболее высокое выделение CO_2 подземными органами растений, по модели (1), достигается при температуре 20—25 °С и освещенности 300—400 Вт · м$^{-2}$.

Опыты и расчеты показали, что в период активной вегетации вклад белых корней в выделение CO_2 подземной биомассой *E. vaginatum* составляет в среднем 30 %, увеличиваясь с 20 до 40 % по мере снижения температуры почвы от 15 до 5 °С. Вклад прикорневых частей стеблей в дыхание растений в весенне-летний период изменяется незначительно, сохраняясь в среднем на уровне 15 %. В осенний период за счет повышения доли стеблей в общей подземной биомассе растений их вклад в выделение CO_2 увеличивается до 30 %. Вклад черных корней в выработку CO_2 незначителен и составляет в среднем около 10 %.

Заключение

Опыты и расчеты по сопоставлению влияния света и температуры на интенсивность дыхания подземных органов *E. vaginatum* показали, что в условиях наших опытов наиболее значительное влияние оказывала температура почвы. Потепление почвы приводит к быстрому усилению дыхания корней и стеблей этого бореального вида, адаптированного к пониженным температурам. Освещенность надземной части растений влияет на скорость дыхания подземных органов в меньшей степени, чем температура. При низких температурах влияние освещенности значимо только в условиях достаточно высокой — более 200 Вт · м$^{-2}$ — интенсивности света. С повышением температуры максимум дыхания корней наблюдается при понижении освещенности. Высокие (более 25 °С) температура и интенсивность света (>300 Вт · м$^{-2}$) несколько ослабляют дыхание подземных органов растений. Результаты опытов позволяют предположить, что содержание воды в корнях — достаточно стабильный параметр, характеризующий высокую адаптационную способность *E. vaginatum* к кратковременному пересыханию почвы.

Различий в интенсивности выделения CO_2 подземной биомассой *E. vaginatum* в ходе вегетационного периода при равных свето-температурных условиях не выявлено. Интенсивность дыхания молодых (белых) корней в изученном диапазоне температур (от 23 до 32 °С) в 2.6 раз выше, чем у 3—4-летних, причем со снижением температуры до 5—10 °С эта разница увеличивается. Уровень выделения CO_2 черными корнями близок к таковому ветоши, что позволяет предполагать значительный вклад дыхания ризосферной микробиоты в выделение CO_2 старыми корнями.

Таким образом, дыхание подземных органов поставляет значительную часть выделяемой целым растением углекислоты, что необходимо учитывать при моделировании баланса болотных экосистем, в котором могут быть использованы полученные сведения о влиянии температуры почвы и освещенности надземных органов на дыхание подземных частей растений.

Благодарности

Авторы выражают благодарность В. К. Курцу и С. И. Грабовик за помощь в работе и полезные советы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48154).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Головко Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб., 1999. 229 с.

Заварзин Г. А. Предисловие // Дыхание почвы. НЦБИ РАН. Пущино, 1993. С. 3—10.

Кудеяров В. Н., Хакимов Ф. И., Деева Н. Ф. Оценка дыхания почв России // Почвоведение. 1995. № 1. С. 33—42.

Макаров Б. Н. Газовый режим почв. М., 1988. 106 с.

Наумов А. В. Дыхание корневых систем // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1099—1113.

Смирнов А. П. О динамике углекислого газа в почвенном воздухе осушенного верхового болота // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. Л., 1983. С. 131—137.

Тычинин В. В., Курец В. К., Икконен Е. Н. Устройство для отбора образцов сфагновых торфяных почв // Бюл. изобретений. 2005. № 24.

Шкуринов П. И., Трибис В. П. Концентрация CO_2 в почвенном воздухе дерново-подзолистых и торфяно-болотных почв // Гидротехника, мелиорация и использование осушенных земель. 1968. С. 288—292.

Amthor J. S. Respiration in future higher-CO_2 world // Plant Cell Environ. 1991. N 14. P. 13—20.

Atkin O. K., Edvards E. J., Loveys B. R. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming // New Phytol. 2000. N 147. P. 141—154.

Billings W. D., Peterson K. M., Shaver G. R., Trent A. W. Root growth, respiration and carbon dioxide evolution in arctic tundra soil // Arctic and Alpine Research. 1977. Vol. 9. N 2. P. 129—137.

Bouma T. J., Nielsen K. L., Eissenstat D. M., Lynch J. P. Estimating respiration of roots in soil: Interaction with soil CO_2, soil temperature and water content // Plant and Soil. 1997. N 195. P. 221—232.

Bridgham S. D., Richardson C. S. Mechanisms controlling soil respiration (CO_2 and CH_4) in southern peatlands // Soil Biol. Biochem. 1992. Vol. 24. N 11. P. 1089—1099.

Clinton B. D., Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands // Soil Biol. Biochem. 2000. N 32. P. 1625—1635.

George K., Norby R. J., Hamilton J. C., DeLucia E. H. Fine-root respiration in a loblolly pine and sweetgum forest growing in elevated CO_2 // New Phytol. 2003. N 160. P. 511—522.

Lambers H., Stulen I., Werf A. van der. Carbon use in root respiration as affected by elevated atmospheric O_2 // Plant and Soil. 1996. N 187. P. 251—263.

Moore T. E., Dalva M. The influence of temperature and water table position on methane and carbon dioxide emissions from laboratory columns of peatland soils // J. soil science. 1993. N 44. P. 651—669.

Qi J., Marshall J. D., Mattson K. G. High soil carbon dioxide concentrations inhibit root respiration of Douglas fir // New Phytol. 1994. N 128. P. 435—442.

Rakoncray Z., Seiler J. R., Ketling D. L. Carbon efflux rates of fine roots of three tree species decline shortly after excision // Environmental and experimental botany. 1997. N 38. P. 243—249.

Silvola J. Photosynthesis, respiration and peat accumulation: CO_2 exchange approach to mire ecology // University of Joensuu. 1985. N 7. 13 p.

Veen B. W. Relation between root respiration and root activity // Plant and Soil. 1981. N 63. P. 73—76.

Vose J. M. Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) in situ: the importance of in controlled environments // Tree Physiology. 1999. N 19. P. 475—479.

SUMMARY

Dependence of roots and stems respiration of *Eriophorum vaginatum* upon soil temperature, illumination, root water content and CO_2 concentration was studied in laboratory conditions. Soil temperature and light intensity were found to be responsible correspondently for 30—60 % and 10—40 % of variations of root system respiration. Dependences of white and black roots respiration, stems respiration and CO_2 fluxes from the underground litter upon weather conditions were determined by some statistical methods. Calculated model shows the average intensity of white roots and stems respiration equal 1.33 ± 0.17 and 1.12 ± 0.17 mg $CO_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ correspondently at a wide range of soil temperature and light intensity conditions. Respiration rate of white roots (first-order roots) was found to be higher in average by 2.6 times, than respiration of black roots (third-order roots). CO_2 effluxes from black roots were close to values of ones from the litter. So, during of the vegetation period rizosphere microorganisms make the main contribution in CO_2 production of old roots.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.274

© К. Л. Виноградова

РОД *PORPHYRA* (*BANGIALES*, *RHODOPHYTA*) В СЕВЕРНЫХ МОРЯХ РОССИИ

K. L. VINOGRADOVA. THE GENUS *PORPHYRA* (*BANGIALES*, *RHODOPHYTA*) IN THE NORTHERN SEAS OF RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Vinogradovakl@mail.ru
Поступила 17.11.2006

В результате таксономической ревизии установлено, что во флоре северных морей России род *Porphyra* представлен 5 видами — однослойными *P. umbilicalis*, *P. purpurea*, *P. leucosticta* и двухслойными *P. miniata*, *P. amplissima*. Вид *P. leucosticta* указывается впервые в российских водах на мурманском побережье Баренцева моря, севернее известной границы распространения вида у берегов Европы. Литературные указания *P. abyssicola* в Баренцевом и Белом морях относятся к разным видам. *P. laciniata* в смысле А. Д. Зиновой (1955) представляет собой *P. purpurea* — вид, обычный на Мурмане и более редкий в Белом море. Вид *P. umbilicalis* имеет широкую экологическую амплитуду, обитая на литорали разных биономических типов; в защищенных условиях он приобретает широко пластинчатую форму и внешнее сходство с *P. purpurea*. На основании изучения типовых образцов вид *P. helenae* рассматривается как конспецифичный *P. miniata*, для которого характерно расположение репродуктивных структур на разных половинах пластины. *P. amplissima* отличается от *P. miniata* смешанным расположением репродуктивных клеток и рядом морфологических признаков. Распространение видов на севере России ограничено мурманским побережьем Баренцева моря и Белым морем, при этом в последнем *P. leucosticta* отсутствует, а *P. umbilicalis* и *P. miniata* не заходят дальше Горла и Воронки. Обсуждаются таксономия, родственные связи, особенности распространения видов, приводятся их описания на основе регионального материала.

Ключевые слова: *Porphyra*, *Rhodophyta*, виды, таксономия, распространение, северные моря, Россия.

Распространение видов *Porphyra* в Северном Ледовитом океане ограничено высокобореальными морями. В российских водах род встречается только в Баренцевом и Белом морях, тогда как в собственно арктических водах отсутствует. По данным, приведенным в флористической сводке А. Д. Зиновой (1955), которые до последнего времени не подвергались пересмотру и которыми широко пользуются в региональных альгологических исследованиях, в северных морях России род представлен 6 видами — *Porphyra umbilicalis*, *P. laciniata*, *P. abyssicola* из группы однослойных видов и *P. amplissima*, *P. helenae*, *P. miniata*, имеющими двухслойную пластину. Трудности при идентификации природного материала в наших морях, связанные с нечетко указанными отличительными признаками ряда видов в имеющихся руководствах (Зинова, 1955), необычный ареал *P. helenae*, ограниченный мурманским побережьем и единичными пунктами в Белом море, неопределенное систематическое положение *P. abyssicola* и *P. laciniata* показали необходимость ревизии видового состава рода в российском секторе Северного Ледовитого океана, результаты которой представлены в настоящей статье.

Ревизия проводилась с использованием сравнительного морфологического метода на обширном, исчисляемом тысячами образцов, материале из разных географических пунктов и экологически различных местообитаний, имеющемся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), в том числе собранном в разные годы автором. Были изучены образцы, послужившие в свое время основой для литературных указаний (в основном коллекции Е. С. Зиновой и А. Д. Зиновой), а также типы *Porphyra miniata* и *P. helenae.*

Результаты и обсуждение

Виды, имеющие однослойную пластину

Вид *Porphyra abyssicola* Kjellm. был описан по нескольким образцам из Норвежского моря как двудомный, с однослойной пластиной, глубоководный вид, распространенный кроме Северной Норвегии довольно часто на Мурмане, редко в Белом море и в Баффиновом заливе (Kjellman, 1883). Четкого представления о виде из данного F. Kjellman описания не складывается, поскольку наряду с однополыми растениями он отмечает наличие двуполых, а на рисунке (tab. 17, 4) изображает образец, асимметричную форму которого вполне можно представить как результат разрушения части пластины, несущей антеридии. После K. Rosenvinge (1893), который придал виду статус формы двухслойного вида *Porphyra miniata* (*P. miniata* δ. *abyssicola* (Kjellm.) Rosenv.), название вида обычно рассматривается как синоним *Porphyra miniata* (Ag.) Ag. Указывая *P. abyssicola* на Мурмане и в Белом море, А. Зинова (1955) характеризует его как однослойный, но в отличие от F. Kjellman однодомный вид с антеридиями и карпоспорами на разных половинах пластины. Образцы, на которых основаны имеющиеся указания (Е. Зинова, 1912, 1929; А. Зинова, 1948, 1955 и другие региональные флористические работы), относятся к разным видам — *P. miniata*, *P. leucosticta*, *P. purpurea*, *P. amplissima.* Самостоятельного вида, обладающего описанными F. Kjellman признаками, отличающими его от других видов, во флоре российских морей нет.

Название *Porphyra laciniata* (Lightf.) Ag. имеет запутанную номенклатурную историю. Оно имело широкое хождение в литературе, однако зачастую служило для обозначения разных видов. В северных районах Атлантического океана *P. laciniata* указывали как самостоятельный вид (Kornmann, Sahling, 1991) или объединяли с *P. umbilicalis* (L.) Kütz., считая их (в разных комбинациях) формами одного вида (Kleen, 1874; Gobi, 1878; Kjellman, 1883; Rosenvinge, 1893, 1909; Kylin, 1944; Krishnamurthy, 1959). Вместе с тем тип базионима *Ulva laciniata* Lightfoot не относится к роду *Porphyra* , а представляет собой вид делессериевых, известный теперь как *Erythroglossum laciniatum* (Lightf.) Maggs et Hommersand (1993 : 219).

В 1997 г. J. Brodie и L. M. Irvine описали новый вид *Porphyra dioica* с побережья Девона (Англия), который охарактеризовали как двудомный, с маргинальными репродуктивными сорусами, имеющий крупную ланцетовидную или широко овальную изрезанную пластину оливково-зеленого или пурпурно-бурого цвета, обитающий в полузащищенных условиях на камнях, занесенных песком. Несмотря на принципиальные различия в расположении репродуктивных структур, авторы сближают новый вид с *P. purpurea* (однодомный вид с карпоспорангиями и сперматангиями на разных половинах пластины) и считают, что именно к *P. dioica* относится большинство указаний *P. laciniata* в северной Атлантике, в частности *P. umbilicalis* var. *laciniata* в работах Krishnamurthy (1959) и частично Drew (1954), а также *P. laciniata* в работе Kornmann, Sahling (1991) (Brodie, Irvine, 1997; Brodie, Irvine, 2003; Holmes, Brodie, 2004). Формы, напоминающие *P. dioica*, являются обычными на Мурмане, разрастаясь в заметных количествах на пологой каменисто-песчаной литорали в кутах бухт, однако более пристальное изучение регионального материала показало, что здесь присутствует не один вид, а экологические формы видов *P. purpurea* и *P. umbilicalis*, которые в сходных условиях проявляют сходные тенденции в изменчивости, при этом ни одна из них не может быть отнесена к *P. dioica* (см. ниже). *P. laciniata* в смысле А. Зиновой (1955) в соответствии с данным ею описанием вида по форме и цвету однослойной пластины и расположению сперматангиев и карпоспорангиев на разных половинах пластины представляет собой *P. purpurea* (Roth) Ag . Вместе с тем образцы из коллекции Е. Зиновой и А. Зиновой, определенные ими как *P. laciniata*, относятся частично к *P. purpurea*, частично — к широко пластинчатым формам *P. umbilicalis*. Судя по всему изученному материалу, *P. purpurea* является обычным часто встречающимся видом на Мурманском побережье Баренцева моря и более редким в Белом море.

Вид *P. umbilicalis* (L.) Kütz. хорошо известен на российском побережье Баренцева моря. В соответствии с общепринятой трактовкой вида, которая дана и в работе А. Зиновой (1955), при флористических исследованиях в данном регионе он понимается в узком смысле. Обычно к нему относят только форму, растущую в верхнем горизонте прибойной литорали. Настоящее исследование показало, что на Мурмане вид имеет гораздо более широкие экологическую амплитуду и морфологическую изменчивость. Он обитает на литорали разных бирномических типов от мысов до кутовых участков бухт. В защищенных от прибоя местообитаниях он приобретает внешнее сходство с *P. purpurea*, что и послужило основанием для смешения этих видов под названием *P. laciniata* (Зинова, 1955).

Вид *P. leucosticta* Thuret in Le Jolis впервые указывается в северных морях России. Судя по литературным данным, вид широко распространен в умеренных и субтропических водах Атлантического океана, отмечен в тропиках и в южном полушарии. Находка вида на мурманском побережье «отодвигает» на север известную границу распространения вида у берегов Европы. Ранее она проводилась в районе Тронхеймс-фьорда. Приведенное ниже описание вида основывается на местном материале, представленном несколькими образцами. Характерные для вида признаки здесь, в самой северной точке, выражены менее четко. У найденных образцов пластина тонкая, испещренность пластины продольными белесыми пятнами, образуемыми сперматангиями, внешне выражена слабо, сами участки со сперматангиями небольшие, разных очертаний, что более соответствует северным популяциям вида, описанным как *Porphyra elongata* (Kylin, 1907; Printz, 1926).

Таким образом, в настоящее время во флоре северных морей России достоверно присутствуют 3 вида *Porphyra* с однослойной пластиной — *P. purpurea*, *P. umbilicalis*, *P. leucosticta*. В Белом море первые два вида встречаются более редко, чем на Мурмане, последний вид отсутствует.

Виды, имеющие двухслойную пластину

Вид *P. miniata* (Ag.) Ag. в литературе понимается неоднозначно. В одних работах он характеризуется смешанным расположением карпоспорангиев и сперматангиев по краю пластины (Зинова, 1948, 1955; Taylor, 1957; Chen et al., 1970; Перестенко, 1994), в других — расположением карпоспорангиев и сперматангиев на разных половинах пластины (Bird, McLachlan, 1992; Lindstrom, Cole, 1992). Что касается ранних работ, то в них этот важный признак часто вообще не учитывался.

Такая неоднозначность трактовки вида повлекла за собой разное понимание таксономического статуса вида *P. amplissima* (Kjellm.) Setch. et Hus, который в протологе (Kjellman, 1883) характеризуется смешанным расположением карпоспорангиев и сперматангиев. Он понимается как самостоятельный вид (Зинова, 1948, 1955; Jaasund, 1965; Bird, McLachlan, 1992; Lingstrom, Cole, 1992) или включается как вариетет в *P. miniata* (Rosenvinge, 1893; Jónsson, 1901; Newton, 1931; Taylor, 1957; Lee, 1980). В местной флоре *P. amplissima* и *P. miniata* указывались как самостоятельные виды (Зинова, 1948, 1955), но при этом оба вида характеризовались одним и тем же типом расположения репродуктивных клеток — смешанно по краю пластины, а в качестве отличительных признаков указывались глубина произрастания, цвет и толщина пластины, т. е. признаки нечетко выраженные, трудно применимые и потому зачастую приводящие к ошибочным определениям. При таком понимании А. Д. Зиновой вида *P. miniata* вид с расположением репродуктивных клеток на разных половинах пластины, распространенный на Мурманском побережье Баренцева моря и заходящий в Воронку Белого моря, был описан ею (Зинова, 1948) как *P. helenae* Zin. Этот вид фактически должен считаться эндемиком Мурмана, поскольку до настоящего времени нигде более не указывался (за исключением единственного указания в Исландии (Caram, Jónsson, 1972)). Однако для донных морских водорослей такой тип ареала абсолютно не характерен. Уже одно это дало повод для более пристального анализа таксономического положения вида *Porphyra helenae* и его связей с другими двухслойными видами рода, и в первую очередь с *P. miniata.*

Название *Porphyra miniata* (Ag.) Ag. было лектотипифицировано G . J. Hollenberg (1972 : 44). Лектотип представляет собой образец из гербария C. Agardh LD12838, на котором рукой C. Agardh написано : «*Ulva purpurea miniata*, Grønland, Wormskjold, Hb. C. Ag.». Это образец 12 см дл. и 7.5 см шир. слегка асимметричной формы со слабо складчатым одним краем и нескладчатым ровным другим краем, представляющим собой место обрыва в результате разрушения сперматангиевой ткани. Об этом можно судить по ее микроскопическим остаткам вдоль этого края и небольшому участку со сперматангиями в нижней части пластины, обнаруженным при изучении данного образца. Предыдущие авторы, изучавшие образец LD 12838, не находили сперматангиев (Lindstrom, Cole, 1992). На сохранившейся части пластины происходит процесс образования карпоспорангиев, которые развиваются среди вегетативных клеток и находятся на разной стадии зрелости. Вегетативные клетки 16—22 × 13—18 мкм. Спермации с поверхности расположены по 8(2.4), карпоспоры по 4(2.2), 16—19 × 13—16 мкм; зрелые карпоспоры после разрушения стенок карпоспорангиев расположены сближенно или образуют неопределенные скопления. Таким образом, тип *P. miniata* недвусмысленно свидетельствует о том, что данный вид характеризуется расположением карпоспорангиев и сперматангиев на разных частях пластины.

Тип *P. helenae* снабжен этикеткой: «Murman. Sinus Dalnjaja Zelenezkaja. Zona litoralis. VII. 1940. A. Zinova». Это образец светлого пурпурно-красного цвета 14 см дл. и 5 см шир., асимметричный, слегка серповидной формы; выпуклый край неглубоко складчатый, вогнутый — ровный, нескладчатый, образовавшийся в результате разрушения обесцвеченной сперматангиевой ткани, остатки которой сохранились в нижней части пластины. Спермации по 16, 32 в клетке (2, 4, 2—4), развиваются сплошным слоем, вегетативные клетки между ними не сохраняются. Карпоспоры на разной стадии зрелости, образуются среди вегетативных клеток, по 4—8 в клетке (2, 2, 1—2), расположены сближенно или образуют неупорядоченные скопления. Вегетативные клетки 4—5-угольные, 16—23 × 13—19 мкм; среди карпоспорангиев — в виде редких абортивных (мелких, уплощенных) клеток. Таким образом, типовые образцы *P. miniata* и *P. helenae* оказываются сходными не только по основному, но и по всем другим признакам. Их принадлежность к одному виду несомненна. Изучение всех других имеющихся в распоряжении материалов подтверждает, что вид *P. helenae* не является самостоятельным и конспецифичен с *P. miniata.*

Вместе с тем вид *P. miniata*, включая и те образцы, которые относились к *P. helenae*, чрезвычайно близок к тихоокеанскому виду *P. variegata* (Kjellm.) Hus, описанному F. R. Kjellman (1889) как *Diploderma variegatum* на о-ве Беринга, Командорские острова. Это сходство прекрасно подтверждается подробным описанием и иллюстрациями строения типового образца *P. variegata* (Kurogi , 1977). У обоих видов карпоспорангии и сперматангии развиваются на четко отграниченных разных половинах пластины по всей ее длине, охватывая и срединные части, хотя скорее созревают в краевых участках. Сперматангии формируются раньше карпоспорангиев, при этом занятая ими часть пластины обесцвечивается и разрушается. В результате пластина становится асимметричной, часто серповидно изогнутой с цельным тонким краем на выпуклой стороне и утолщенным, вторично заросшим после обрыва сперматангиевой ткани на вогнутой стороне. Сперматангии образуются сплошным слоем, вегетативные клетки между ними не сохраняются; зрелые спермации сгруппированы плотно, с поверхности в группе 2 × 4, реже 4 × 4 спермация. Карпоспорангии образуются среди вегетативных клеток, зрелые карпоспоры после разрушения клеточных стенок часто образуют неопределенные скопления в общей слизистой матрице, что придает пластине пятнистость, хотя и выраженную в разной степени. Оба вида сходны по количеству и характеру «упаковки» спермациев и карпоспор, по размерам и форме вегетативных клеток, по форме и основному тону окраски пластины. Морфологическое сходство настолько очевидно, что, основываясь только на нем, *P. miniata* и *P. variegata* следовало бы считать конспецифичными. Однако имеющиеся в литературе данные о наличии генетических различий между этими видами (Lindstrom, Cole, 1992) склоняют к тому, чтобы рассматривать атлантический вид *P. miniata* и тихоокеанский *P. variegata* как викарирующие виды. Исходным является широко бореальный тихоокеанский вид, который проник в Северный Ледовитый океан и распространился вдоль северного побережья Америки. Последующий разрыв ареала в арктических водах привел к формированию близкого вида *P. miniata*, современный ареал которого ограничен высокобореальными водами Атлантического и Северного Ледовитого океанов.

Porphyra amplissima (Kjellm.) Setch. et Hus in Hus в соответствии с достаточно полным описанием, которое дал виду F. R. Kjellman (1883, как *Diploderma amplissimum*), характеризуется принципиально иным характером репродуктивной ткани — смешанным расположением карпоспорангиев и сперматангиев по краю пластины, поэтому никоим образом не может быть объединена с *P. miniata.* Изучение материала из Баренцева моря показало, что это хорошо обособленный самостоятельный вид, который отличается от *P. miniata* не только репродуктивными особенностями, но и комплексом морфологических признаков (см. описания видов).

P. miniata в смысле А. Д. Зиновой (1955) относится к *P. amplissima.* Это подтверждается не только приводимым ею описанием, но и образцами, на которых оно основывается.

Таким образом, двухслойные виды *Porphyra* в северных морях России представлены 2 видами — *P. miniata* и *P. amplissima* , при этом в Белое море проникает только последний.

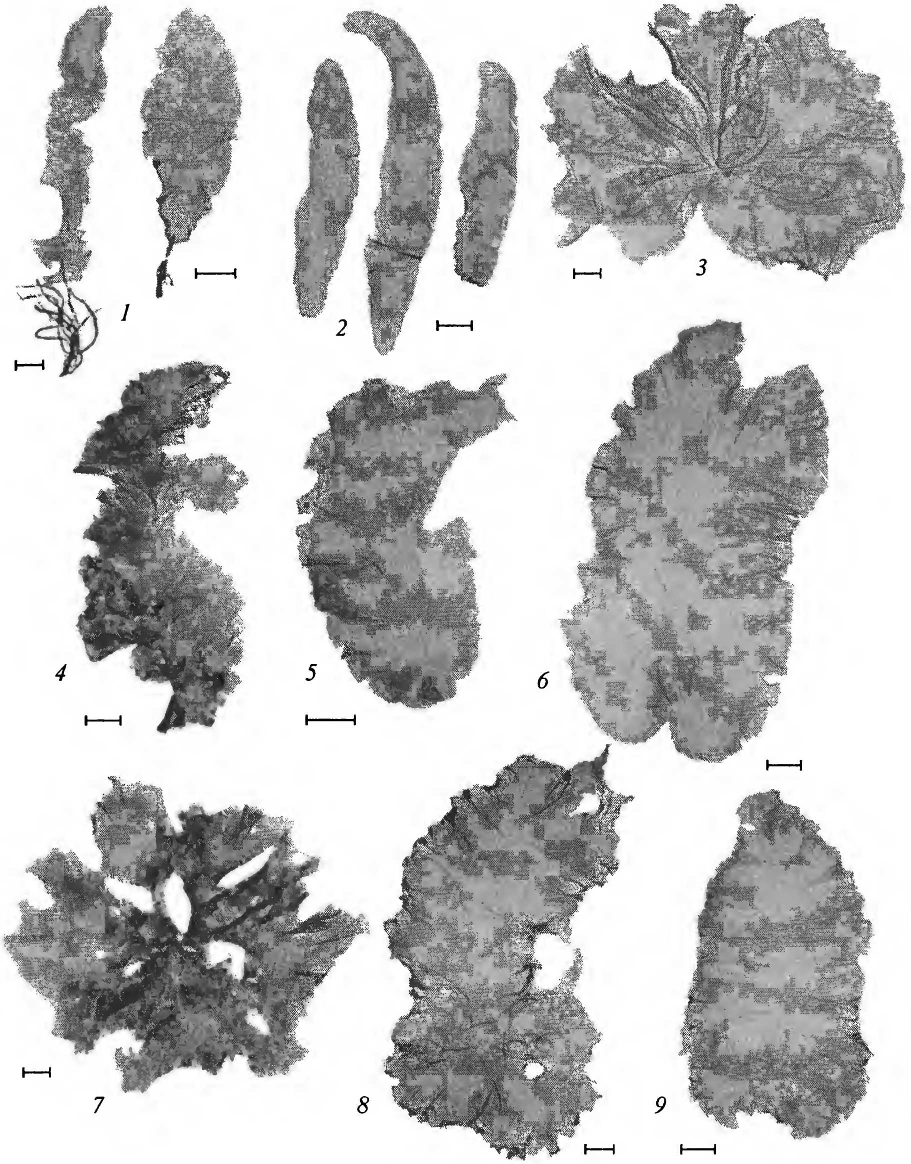


Таблица I. Внешний вид видов *Porphyra*.

1 — *P. leucosticta*; *2—6* — *P. purpurea*, *7*, *8* — *P. umbilicalis*; *9* — *P. amplissima*. Масштабные линейки: *1*, *2*, *7* — 1 см; *3—6*, *8*, *9* — 2 см.

К с. 537

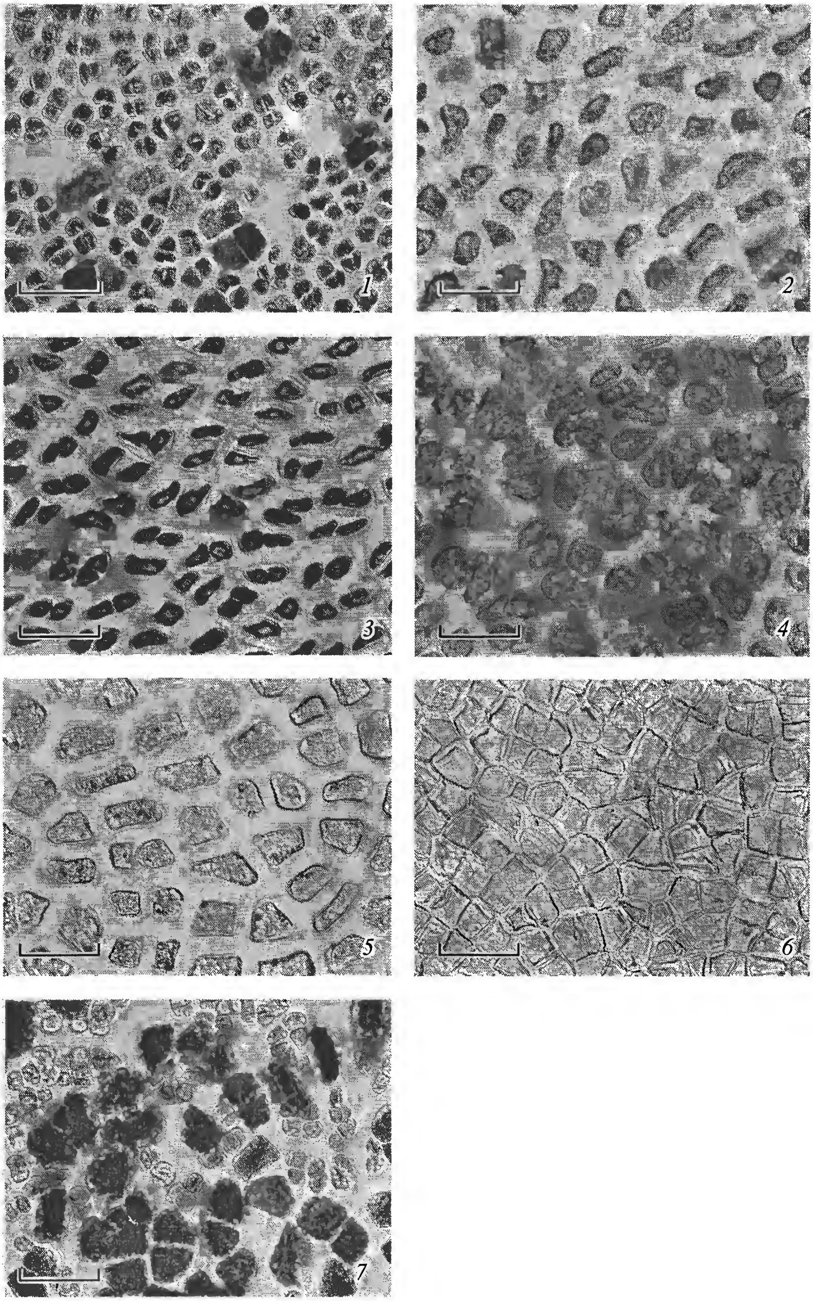


Таблица II. Строение слоевища видов *Porphyra* (вид клеток с поверхности).

1 — часть сперматангиевого соруса с отдельными карпоспорангиями *P. leucosticta*; *2* — вегетативные клетки *P. purpurea*; *3*, *4* — вегетативные клетки *P. umbilicalis*; *5*, *6* — вегетативные клетки *P. amplissima*; *7* — сперматангии и карпоспорангии *P. amplissima*. Масштабные линейки: *1*, *4*—*7* — 40 мкм; *2*, *3* — 30 мкм.

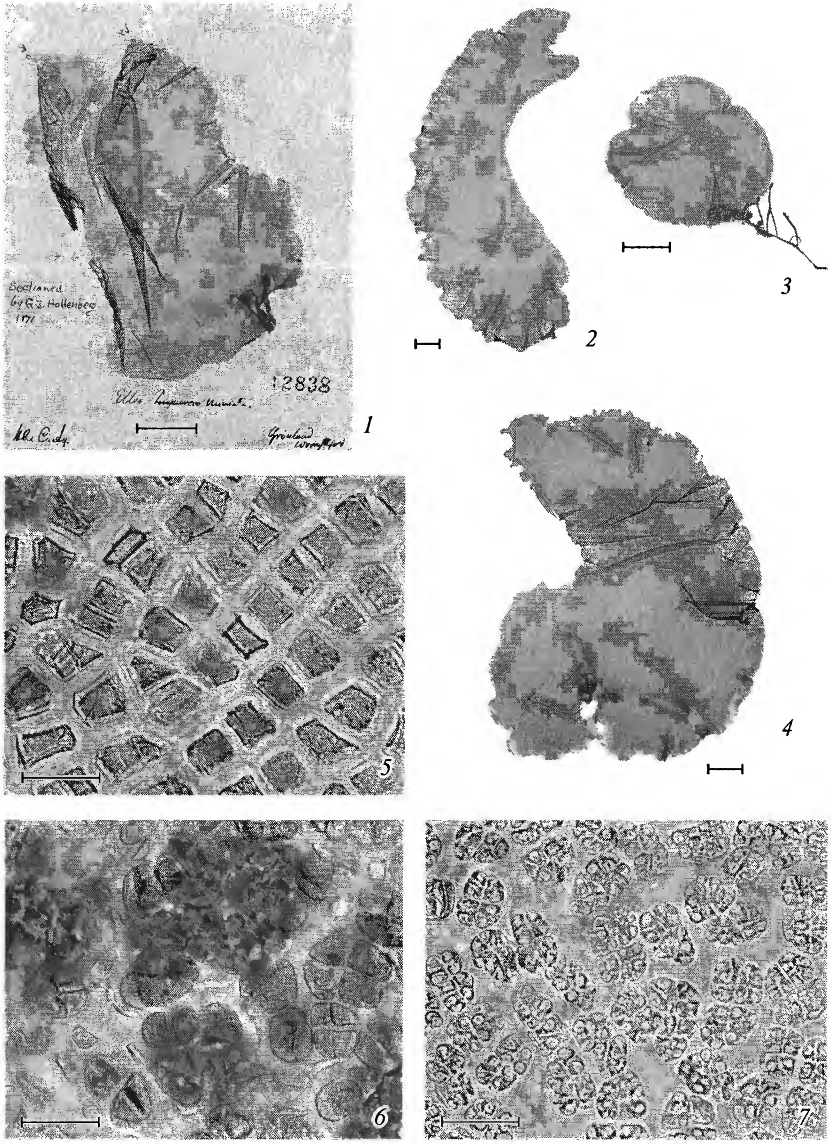


Таблица III. *Porphyra miniata*.

1 — Тип *P. miniata*; *2* — тип *P. helenae*; *3*, *4* — растения с побережья Мурмана; *5* — вегетативные клетки с поверхности; *6* — карпоспорангии; *7* — сперматангии. Масштабные линейки: *1*, *4* — 2 см; *2—3* — 1 см; *5*, *7* — 32 мкм; *6* — 28 мкм.

К ст. Г. П. Урбанавичюса, с. 544

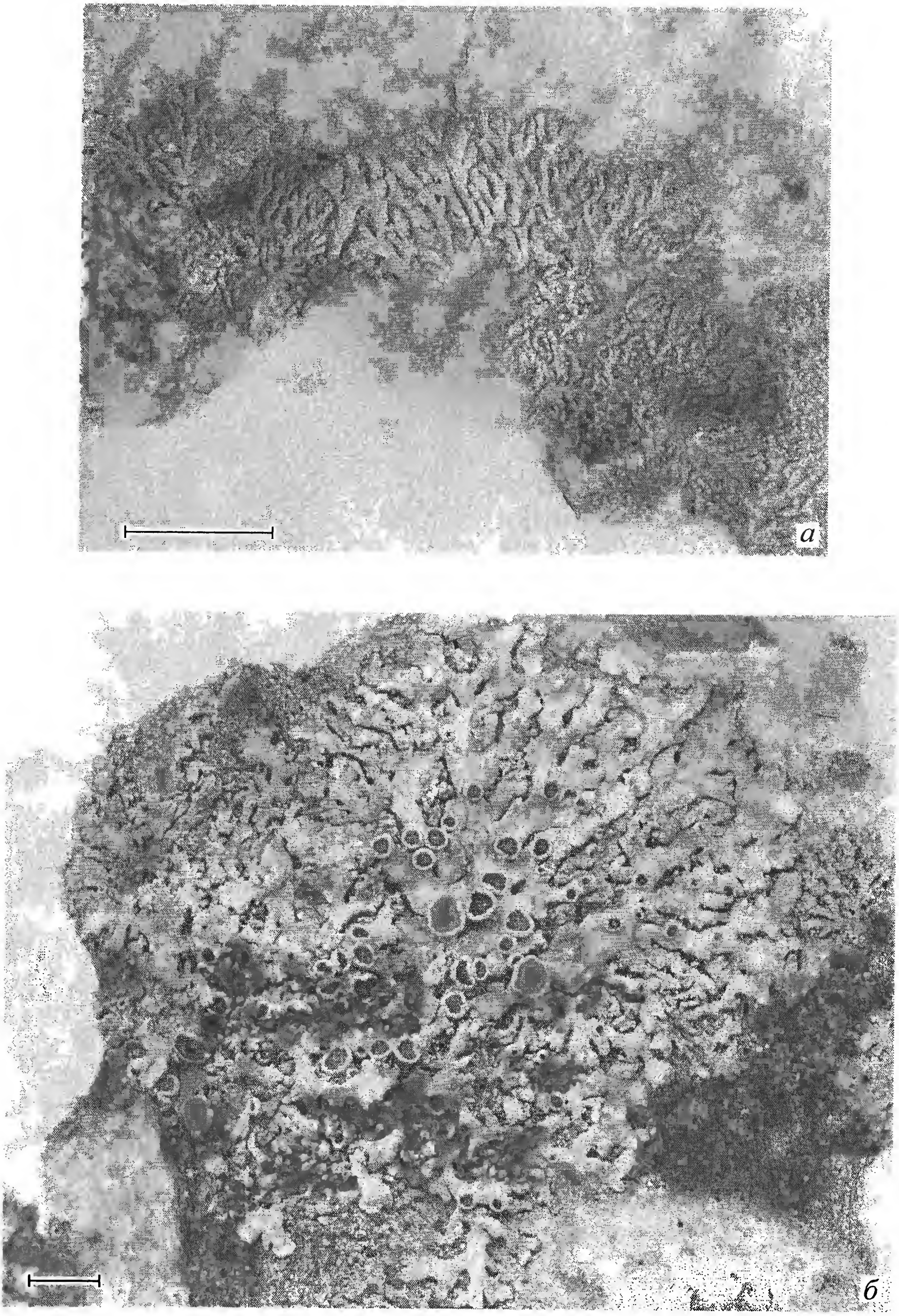


Таблица. Внешний вид таллома с апотециями *Physciella austrosibirica* (*а*) и *Physciella denigrata* (*б*).

Масштабная линейка — 5 мм.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *PORPHYRA* В СЕВЕРНЫХ МОРЯХ РОССИИ

1. Пластина однослойная 2

Пластина двухслойная 4

2. Слоевище однодомное 3

Слоевище двудомное. Сперматангии и карпоспорангии развиваются по внешнему краю пластины . . . . *P. umbilicalis*

3. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных продольно разделенных частях пластины . . . . *P. purpurea*

Сперматангии и карпоспорангии развиваются чередующимися сорусами — пятнами в верхней части пластины . . . . *P. leucosticta*

4. Сперматангии развиваются среди карпоспорангиев в верхней части пластины . . . . *P. amplissima*

Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных продольно разделенных частях пластины . . . . *P. miniata*

Porphyra leucosticta Thuret in Le Jolis, 1863 : 100; Rosenvinge, 1909 : 65, tab. 2, fig. 4—13; Taylor, 1957 : 206; Rueness, 1977 : 99, tab. 17, 4; Kornmann, Sahling, 1977 : 266, tab. 153. — *P. elongata* (Aresch.) Kylin, 1907 : 110, tab . 3, fig. 1; Printz, 1926 : 51, fig. 1.

Описан с атлантического побережья Франции (Cherbourg).

Пластина удлиненно овальная, до 25 см дл. и 7 см шир., слабо или заметно волнисто-складчатая по краю, симметричная, светлая, пурпурно-розовая, в основании округло клиновидная или слегка сердцевидная. Пластина однослойная, тонкая, 20—30 мкм толщ. Клетки с поверхности 15—20(23) × 12—19 мкм, часто 4-угольные и на отдельных участках правильно расположенные.

Слоевище однодомное. Сперматангии и карпоспорангии образуются в верхней части пластины, сорусами в виде небольших пятен разных очертаний, которые чередуются друг с другом или с участками вегетативных клеток. Спермации по 8—32(2—4, 2, 2—4) в клетке. Карпоспоры 20—30 × 16—20 мкм. (Табл. I, *1*; II, *1*).

Собран в нижней части литорали и у верхней границы сублиторали на водорослях, а также в плавающем состоянии.

Мурман: Печенга (порт Лиинахаари, мыс Крестовый), Ара-губа, губа Ярнышная.

Бореально-субтропический атлантический вид.

По внешней морфологии и смешанному расположению карпоспорангиев и сперматангиев в верхней части пластины очень напоминает некрупные тонкие слоевища *P. amplissima*, но принципиально отличается от последнего вида однослойной пластиной.

Porphyra purpurea (Roth) Agardh, 1824 : 191; Kornmann, 1961 : 179, fig. 3—5; Bird, McLachlan, 1992 : 30 — *Ulva purpurea* Roth, 1797 : 209, tab. 6, fig. 1 nom. cons. — *Ulva purpurea-violacea* Roth, 1788 : 524 nom. rejic.; Kornmann, Sahling, 1991 : 33, fig. 19, 20. — *Porphyra abyssicola* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 1912 : 232 p. p.; Зинова, 1955 : 52 p. p. — *P. laciniata* auct . non Ag.: Е. Зинова, 1912 : 231; 1929 : 3 p. p.; Зинова, 1955 : 51 p. p.

Описан с побережья Германии (Eckwarden).

Пластина овальная, округлая, яйцевидная, ланцетовидная, по отношению к длине широкая или узкая, с ровными или волнисто-складчатыми краями, в основании сердцевидная или складчатая, до 10—20 или 40—50 см дл. Основной тон окраски пурпурный, меняющийся до темного фиолетово-красного, светло-красного и розоватого. Пластина 25—50(60) мкм толщ., нежная, плотно прилипающая к гербарной бумаге, однослойная. Клетки в средней части стерильного слоевища на поперечном срезе субквадратные или незначительно вытянутые в высоту, с поверхности угловатые, плотно прилегающие, 19—35 × 16—26 мкм, расположенные без порядка, иногда на отдельных участках нечеткими рядами.

Растения однодомные, встречаются мужские растения. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных половинах пластины, с четкой или размытой продольной границей между ними, от верхнего края к середине и к низу пластины. Сперматангии содержат 32 или 64 спермация (2—4, 4, 4), созревают раньше карпоспорангиев, несущая их часть пластины обесцвечивается и разрушается, придавая пластине асимметричную форму. У мужских растений сперматангии развиваются по всей пластине начиная с краев и сверху, образуя обесцвеченную кайму. Карпоспорангии с короткими трихогинообразными выростами, развиваются сплошь или среди вегетативных клеток, делятся в поверхностной плоскости крестообразно, иногда неупорядоченно, образуя преимущественно 8(2, 2, 2) карпоспор. После разрушения клеточных стенок карпоспорангиев карпоспоры могут образовывать скопления на слоевище. Характерно размножение нейтральными спорами. (Табл. I, *2—6*; II, *2*).

Растет на литорали и в сублиторали в бухтах от мысов до кутовых участков, преимущественно в полузащищенных хорошо промываемых местах в среднем и нижнем горизонтах литорали. Литофит и эпифит.

Баренцево море: Мурман, повсеместно. Белое море: Воронка, Летний и Терский берега, Соловецкие острова, Кандалакшский залив.

Широкобореальный атлантическо-ледовитоморско-тихоокеанский (амфибореальный) вид.

Полиморфный вид. Слоевища, растущие на мористых, хорошо промываемых участках побережья, под покровом крупных водорослей более мелкие, интенсивно окрашены, имеют овально ланцетовидную пластину с относительно ровным краем. Репродуктивные клетки созревают более дружно, поэтому здесь четко выражен характерный для вида признак расположения сперматангиев и карпоспорангиев на разных продольных половинах пластины. На пологой защищенной литорали в кутах бухт в условиях сильной освещенности происходит активный рост, в результате которого образуются крупные пластины, до 50 см дл. и 30 см шир., часто с неровными, лопастными или складчатыми краями. Нижняя часть пластины может разрастаться вокруг базального диска, образуя подобие розетки и напоминая тем самым *P. umbilicalis*. Цвет пластины меняется на светло красный или белесый. При росте на мелких камнях, занесенных песком, нижняя погруженная в песок часть пластины выделяется большей толщиной и темным цветом. В защищенных условиях при усиленном росте процесс размножения становится менее активным. Здесь чаще встречаются растения в стерильном состоянии, увеличивается количество мужских растений. У однодомных растений четко отграниченной сперматангиевой ткани не образуется из-за растянутого во времени созревания сперматангиев, поэтому внешне она может выглядеть как краевая полоса, чаще наблюдаются неразвитые или прорастающие карпоспорангии. Осенние растения по сравнению с летними приобретают темно-фиолетовую окраску, подобную окраске *P. umbilicalis*, и складчато-лопастную пластину.

Форма, растущая в кутах бухт, отличается от *P. dioica* цветом пластины, который не имеет оливковых и зеленых тонов, меньшей толщиной пластины, наличием среди двудомных только мужских растений, меньшим количеством спермациев и карпоспор в антиклинальных рядах.

Porphyra umbilicalis (L.) Kützing, 1843 : 383; Зинова, 1955 : 52, рис. 44, 45; Kornmann, Sahling, 1991 : 4, fig. 1—4; Bird, McLachlan, 1992 : 32. — *P. laciniata* (Lightf.)

Ag. sensu: Harvey, 1846, tab. 92; Gobi, 1878 : 50; Kjellman, 1883 : 190 (incl. f. *typica*, f. *umbilicalis*); Е. Зинова, 1912 : 231; 1929 : 1 p. p.; Зинова, 1955 : 51 p. p. — *P. insolita* Kornmann et Sahling, 1991 : 20, fig. 5—10. — *Ulva umbilicalis* Linnaeus, 1763 : 1633.

Описан «In Oceano».

Пластина округлая, широко овальная, неопределенных очертаний, иногда широко ланцетовидная, с лопастными выростами и неровными, местами складчатыми краями, часто вертикально разорванная, в основании складчатая или пупочковая, разрастающаяся вокруг подошвы, которая оказывается в середине пластины, 5—15 см дл. или до 50 см дл. и 40 см шир. Основной тон окраски фиолетовый, меняющийся до темно-сливового, оливкового, желтоватобурого, сероваторозового. Пластина 65—75 мкм толщ. или более тонкая, 30—50 мкм. Клетки на поперечном срезе палисаднообразные или почти изодиаметрические, с поверхности 4—3-угольные по протопласту, с округлыми оболочками и потому неплотно прилегающие, часто сгруппированные по 2—8, 16—26 × 13—20 мкм или более крупные, 18—34 × 17—28 мкм и даже более плотно расположенные.

Растения двудомные, редко однодомные; мужские растения встречаются чаще. Сперматангии развиваются по краю пластины, который становится белесым, сплошной или прерывистой полосой, нечетко отграниченной от остальной пластины; содержат 64—128 (2—4, 4—8, 4—8) спермациев. Карпоспорангии с заметными трихогинообразными выростами, развиваются по краю пластины среди вегетативных клеток и абортивных карпоспорангиев, содержат 8—16 (2, 2, 2—4) карпоспор. Преобладает размножение нейтральными спорами, которые образуются подобно карпоспорам, преимущественно на мужских растениях. (Табл. I, *7*, *8*; II, *3*, *4*).

Растет в бухтах, на открытых прибойных берегах, преимущественно на скалах верхнего горизонта литорали и в супралиторали, а также в полузащищенных от прибоя и в кутовых участках бухт на каменистых россыпях в среднем и нижнем горизонтах литорали.

Мурман: повсеместно. Белое море: Горло (Три острова).

Широкобореальный атлантическо-ледовитоморско-тихоокеанский (амфибореальный) вид.

В западной части Мурманского побережья встречается часто, являясь обычным для флоры видом. На востоке постепенно редеет и далее Горла Белого моря не проникает.

Форма вида из прибойных скалистых местообитаний идентифицируется легко благодаря грубой (не прилипающей к гербарной бумаге) пластине характерной «розеточной» формы, интенсивной фиолетовой или оливковой окраске. В более защищенных условиях пластины более крупные (до 50 см дл.) и тонкие, менее изрезанные и закрученные вокруг подошвы, иногда широко ланцетовидные, более блеклой, до серовато-розовой и желтовато-бурой окраски, более плотно прилипают к гербарной бумаге. Размножение в этих условиях происходит менее активно. Репродуктивные органы развиваются небольшими участками по краю пластины, часто встречаются крупные слоевища в стерильном состоянии. Образование спермациев в тонких пластинах сопровождается меньшим числом периклинальных делений, поэтому часто они расположены в 4 слоя (на поперечном срезе через пластину), а не в 8, как на более толстых пластинах. Широколанцентовидные формы из защищенных условий по внешнему виду с трудом отличимы от *P. purpurea* из тех же местообитаний, однако сохраняют, хотя и менее выраженные (особенно в стерильном состоянии), такие признаки вида, как двудомность, маргинальное расположение репродуктивных органов, форма вегетативных клеток. Кроме того, пластины *P. umbilicalis* обычно имеют сероватый или буроватый тон окраски.

Porphyra dioica (Brodie, Irvine, 1997), судя по описанию, как двудомный вид с маргинальными репродуктивными сорусами, и по ряду других признаков (цвет, количество спермациев и карпоспор в «пакетах», характер вегетативных клеток), по-видимому, более близок к *P. umbilicalis*, чем к *P. purpurea*. Описанная выше форма *P. umbilicalis*, обычная в бухтах мурманского побережья Баренцева моря, имеет сходство с *P. dioica*. Отличия мурманской популяции заключаются в преобладании здесь мужских растений и растений с нейтральными спорами, в меньшей толщине пластины, в приуроченности к защищенным условиям пологой литорали. Эти признаки свидетельствуют скорее о том, что это экологическая форма *P. umbilicalis*, а не самостоятельный вид *P. dioica*.

Porphyra miniata (Agardh) Agardh , 1824 : 191; Gobi, 1878 : 51; Rosenvinge, 1893 : 827, fig. 14 (f. *typica*, f. *abyssicola*); Bird, McLachlan, 1992 : 28; Lindstrom, Cole, 1992 : 1355. — *P. abyssicola* Kjellman, 1883 : 191, tab. 17, fig. 4; tab. 18, fig. 10—11; Е. Зинова, 1912 : 232 p. p.; 1929 : 3 p. p.; Зинова, 1955 : 55. — *P. helenae* Zinova, Зинова, 1948 : 442; 1955 : 55, рис. 51, 52. — *Diploderma miniatum* (Ag.) Kjellman, 1883 : 189, tab. 18, fig. 9; Е. Зинова, 1912 : 230. — *Ulva purpurea* var. *miniata* Agardh, 1817 : 42. — *Ulva miniata* (Ag.) Lyngbye, 1819. — *Diploderma amplissimum* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 1912 : 230, рис. 7, 8 p. p.

Описан с побережья Гренландии.

Пластина округлая, овальная, яйцевидная, вытянутая в длину и тогда широко линейная, слегка или заметно асимметричная до серповидной, по краю гладкая или неравномерно складчатая, цельная или оборванная, реже неправильно лопастной формы, в основании округлая или неглубоко сердцевидная, до 30—50 см дл. и 30 см шир. Основной тон окраски пурпурно-красный, разной интенсивности и оттенков, иногда до светло-розового или ярко-красного. Пластина двухслойная, у молодых слоевищ однослойная, 25—65 мкм толщ., клетки на поперечном срезе вытянутые в ширину или реже субквадратные. Вегетативные клетки с поверхности слоевища 15—23(32) × 14—23 мкм, 4—5-угольные, местами правильно 4-угольные, плотно расположенные, как правило не образующие групп, в нижней части ромбовидные, вертикально ориентированные.

Растения однодомные, изредка встречаются мужские растения. Сперматангии и карпоспорангии образуются, не смешиваясь друг с другом, на разных половинах пластины по всей длине до ее основания. Граница между сперматангиевой и карпоспорангиевой тканью может быть четкая, делящая пластину на равные или неравные части или слабо заметная внешне. Сперматангии развиваются и созревают раньше карпоспорангиев, сплошным пятном. В месте их образования пластина обесцвечивается и разрушается, принимая дуговидную форму с одним длинным складчатым краем и другим более коротким ровным. Спермациев в клетке 16, 32 (2, 4, 2—4). Карпоспорангии развиваются среди вегетативных клеток, которые в зрелой ткани остаются в виде мелких абортивных клеток. Карпоспоры 13—24 × × 12—18 мкм, по 4, 8 в клетке (2, 2, 1—2) или часто число их неопределенно при неупорядоченном расположении. Нередко карпоспоры образуют скопления, придавая пластине пестрый вид. (Табл. III, *1—7*).

Растет в нижней литорали и в сублиторали до глубины 6—8 м, по всему побережью бухт, предпочитает более мористые, хорошо промываемые участки. Литофит, часто эпифит. Обычный на Мурманском побережье вид.

Мурман. Белое море: Воронка (о-в Сосновец).

Высокобореальный североатлантическо-ледовитоморский вид.

По литературным данным, вид распространен от северо-западной Канады до Вирджинии и вдоль побережья Европы от Северной Норвегии до Северной Испании (South, Tittley, 1986). В целом эти данные, вероятно, отражают ареал вида. Однако из-за неоднозначного понимания вида ряд указаний требует проверки. Достоверно по проверенным образцам можно указать следующие районы распространения вида: Гренландия, Ньюфаундленд, Сев. Каролина, Шпицберген, Исландия. W. R. Taylor (1957) приписывает *P. miniata* расположение сперматангиев среди вегетативных клеток и карпоспорангиев, т. е. по типу *P. amplissima*, однако ссылается на образец Phyc. Bor-Amer. № 377, который имеет иное расположение и действительно относится к *P. miniata*.

В наиболее свойственных виду местообитаниях — на более или менее открытых участках побережья с активной гидродинамикой — характерные для него форма и цвет слоевища проявляются более или менее четко. В более крайних условиях защищенной пологой литорали вид приобретает светло-розовую окраску и удлиненную складчатую форму пластины, что делает его внешне сходным с *P. amplissima*. Переход в репродуктивную стадию наблюдается рано. Части пластины с карпоспорангиями и сперматангиями могут быть равноценными по площади, с четкой продольной границей между ними или неравноценными. Если сперматангии занимают меньшую часть пластины, то после ее разрушения общая форма пластины почти не меняется. В этом случае такие пластины можно принять за однополые женские растения.

Porphyra amplissima (Kjellman) Setchell et Hus in Hus, 1990 : 67; Зинова, 1948 : 442; 1955 : 54, рис. 49, 50; Bird, McLachlan, 1992 : 26; Lindstrom, Cole, 1992 : 1355. — *Diploderma amplissimum* Kjellman, 1883 : 188, tab. 17, 1—3; 18, 1—8; Е. Зинова, 1912 : 228, рис. 7, 8. — *Porphyra miniata* auct. non Agardh: Зинова, 1955 : 54, рис. 47, 48; Taylor, 1957 : 207 p. p. — *P. abyssicola* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 1912 : 232 p. p.; 1929 : 3 p. p.

Описан с побережья Северной Норвегии (Maasø).

Пластина ланцетовидная, овальная, удлиненная или широкая, симметричная, цельная, изредка разорванная с образованием лопастей, волнистая и складчатая по краю, часто с глубокими и равномерно расположенными складками, с сердцевидным или округлым (у молодых растений) основанием, до 30—40 см дл., реже до 100 см. Основной тон окраски розовый, разной интенсивности от бледно- до темно-розового, иногда с сероватым или пурпурным оттенком. Пластина двухслойная, у молодых слоевищ, особенно по краю, однослойная, тонкая, 28—45 (60) мкм толщ., высота клеток на поперечном срезе больше, равна или меньше ширины. Клетки с поверхности крупные, 23—39 × 15—32 мкм, у края пластины более мелкие, (3)4—5-угольные, трапециевидные, почти прямоугольные или трехугольные, расположенные плотно, не образуя рядов и групп, при активном делении более мелкие, сгруппированные по две.

Растения, как правило, однодомные, изредка встречаются мужские растения. Сперматангии и карпоспорангии образуются смешанно, по краям и от них к середине пластины, преимущественно в верхней ее части, часто с преобладанием тех или других. Сперматангии начинают развиваться раньше карпоспорангиев, образуя микроскопические, из нескольких клеток или более обширные пятна среди вегетативных клеток. В сперматангиях 8, 16, 32 спермациев (2, 2—4, 2—4). Карпоспоры крупные, 18—29 × 13—19 мкм, по 4—8 (1—2, 2, 1—2), часто по 2—3 в клетке. Репродуктивные участки по краям пластины быстро разрушаются, и тогда верхняя часть пластины становится заметно у́же основания, (Табл. I, *9*; II, *5*—*7*).

Растет в среднем и нижнем горизонтах литорали в бухтах от открытых до кутовых участков, преимущественно в полузащищенных и защищенных от прибоя местах; на пологой литорали в условиях пониженной динамики воды и некоторого опреснения слоевища могут достигать 1 м дл. и 0.5 м шир., иногда образуя неприкрепленные скопления. Проникает в верхние горизонты сублиторали до 6—8 м глубины. Литофит и эпифит.

Мурман. Белое море: Кандалакшский залив, Соловецкие острова.

Высокобореальный североатлантическо-ледовитоморский вид.

Цвет слоевища в основе своей розовый, варьирует в разных условиях. На хорошо освещенной литорали в условиях пониженной динамики воды преобладают бледно-розовые тонкие слоевища. При меньшей освещенности — под покровом других водорослей и в более глубоких местах — пластины приобретают ярко-розовый до красного цвет, иногда с фиолетовым оттенком, сходный с цветом растущих рядом слоевищ *P. miniata*. Молодые пластины правильно овальные или яйцевидные, более узкие внизу, с округлым основанием; взрослые характеризуются разным отношением длины к ширине, при этом одинаковой шириной на всем протяжении или большей шириной в нижней части пластины, особенно в фертильном состоянии, глубоким сердцевидным нижним краем. При всем разнообразии формы слоевища характерной особенностью вида, внешне отличающей его от *P. miniata*, являются в целом симметричное строение пластины и наличие глубоких складок, хотя последний признак может быть выражен в разной мере и иногда проявляется также и у *P. miniata*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зинова А. Д. О некоторых видах *Porphyra* с берегов Мурмана и Белого моря и о новом виде *Porphyra helenae* Zin. // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 4. С. 440—442.

Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. Л., 1955. 219 с.

Зинова Е. С. Водоросли Мурмана. Ч. I. Введение. Зеленые и красные водоросли // Тр. СПб. о-ва естествоисп. 1912. Т. 43. № 3. С. 171—343.

Зинова Е. С. Водоросли Белого моря. Красные водоросли или багрянки, *Rhodophyceae* // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1929. Т. 59. № 3. С. 3—40.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Agardh C. A. Synopsis algarum Scandinaviae... Lundae, 1817. 135 p.

Agardh C. A. Systema algarum. Lundae, 1824. 312 p.

Bird C. J., McLachlan J. Seaweed flora of the Maritimes. I. *Rhodophyta* — the red algae. Bristol, 1992.

Brodie J., Irvine L. M. A comparison of *Porphyra dioica* sp. nov. and *P. purpurea* (Roth) C. Ag. (*Rhodophyta*, *Bangiophycidae*) in Europe // Cryptogamie, Algologie. 1997. T. 18. P. 283—296.

Brodie J., Irvine L. M. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. Rhodophyta. Part 3B. *Bangiophycidae*. Hampshire, 2003. 167 p.

Caram B., Jónsson S. Nouvel inventaire des algues marines de l'Islande // Acta Bot. Island. 1972. Vol. 1. P. 5—31.

Chen L. C.-M., Edelstein T., Ogata E., McLachlan J. The life history of *Porphyra miniata* // Canad. Journ. Bot. 1970. Vol. 48. P. 385—389.

Drew K. Studies in the *Bangioideae*. III. The life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. // Ann. Bot., N. S. 1954. Vol. 18. N 70. P. 183—211.

Gobi C. Die Algenflora des Weissen Meeres und der demselben zünachstliegenden Theile des Nördlichen Eismeeres // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. Sér. 7. 1878. T. 26. N 1. P. 1—92.

Harvey W. H. Phycologia britannica. Vol. 1. London, 1846. Pls 1—120.

Hollenberg G. J. Phycological notes. VII. Concerning three pacific coast species. especially *Porphyra miniata* (C. Ag.) C. Ag. (*Rhodophyceae*, *Bangiales*) // Phycologia. 1972. Vol. 11. N 1. P. 43—46.

Holmes M. J., Brodie J. Morphology, seasonal phenology and observations on some aspects of the life history in culture of *Porphyra dioica* (*Bangiales*, *Rhodophyta*) from Devon, UK // Phycologia. 2004. Vol. 43. N 2. P. 176—188.

Hus H. T. A. Preliminary notes on west-coast Porphyras // Zoe. 1900. Vol. 5. P. 61—70.

Jaasund E. Aspects of the marine algae vegetation of North Norway // Bot. Gothoburgensia. 1965. Vol. 4. P. 1—174.

Jónsson H. The marine algae of Iceland. I. *Rhodophyceae* // Bot. Tidscrift. 1901. Bd 24, H. 2. S. 127—155.

Kjellman F. R. The algae of the Arctic Sea. Stockholm, 1883. 431 p.

Kjellman F. R. Om Beringhafvets Algflora // Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 1889. Bd 23. N 8. S. 1—58.

Kleen E. A. G. Om Nordlandens högre hafsalger // Öfversigt af Kgl. Sv. Vet. Akad. Förhandl. 1874. N 9. 46 p.

Kornmann P. Zur Kenntnis der *Porphyra*-Arten von Helgoland // Helgoländ. wiss. Meeresunters. 1961. Bd 8. H. 1. S. 176—192.

Kornmann P., Sahling P.-H. Meeresalgen von Helgoland. Hamburg, 1977. 269 S.

Kornmann P., Sahling P.-H. The *Porphyra* species of Helgoland (*Bangiales, Rhodophyta*) // Helgoländ. Meeresunters. 1991. V. 45. N 1—2. P. 1—38.

Krishnamurthy V. Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. // Ann. Bot. (London). 1959. V. 23. P. 147—176.

Kurogi M. Observations on the type specimen of *Porphyra variegata* (Kjellman) Hus and its comparison with Japanese «*P. variegata*» // Bull. Japan. Soc. Phycol. (Suppl.). 1977. Vol. 25. P. 101—112.

Kützing F. T. Phycologia generalis. Leipzig, 1843. 458 p.

Kylin H. Studien über die Algenflora der scwedischen Westküste. Upsala, 1907. 287 S.

Kylin H. Die Rhodophyceen der Schwedischen Westküste // Lunds Univ. Aarskrift. N. F. Avd. 2. 1944. Bd 40. N 2. S. 1—104.

Le Jolis A. Liste des algues marines de Cherbourg // Mém. Soc. Imp. Sci. Nat. Cherbourg, 1863. T. 10. P. 5—168.

Lee R. K. S. A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic // Natl. Mus. Nat. Sci. (Ottawa) Publ. Bot. 1980. N 9. 82 p.

Lindstrom S. C., Cole K. M. Relationships between some North Atlantic and North Pacific species of *Porphyra* (*Bangiales, Rhodophyta*): evidence from isozymes, morphology and chromosomes // Canad. Journ. Bot. 1992. Vol. 70. N 7. P. 1355—1363.

Linnaeus C. Species plantarum. Editio secunda. Vol. 2. Holmiae, 1763. P. 785—1684.

Lyngbye H. C. Tentamen hydrophytologiae danicae... Hafniae, 1819. 248 p.

Maggs C. A., Hommersand M. H. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. *Rhodophyta.* Part 3A. *Ceramiales.* London, 1993. 444 p.

Newton L. A handbook of the British seaweeds. London, 1931. 478 p.

Printz H. Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. Oslo, 1926. 273 S.

Rosenvinge L. K. Grønlands Havalger // Meddel. Grønland. 1893. H. 3. Afd. 3. S. 763—981.

Rosenvinge L. K. The marine algae of Denmark. Contribution to their natural history. Part 1. Introduction. *Rhodophyceae.* 1. (*Bangiales* and *Nemalionales*) // Kgl. Danske Vid. Selsk. Skrift. Raekke Nat. Mat. 1909. Afd. 7. N 1. P. 1—151.

Roth A. W. Tentamen florae germanicae. I. Lipsiae, 1788.

Roth A. W. Catalecta botanica... Fasc. 1. Lipsiae, 1797. 244 p.

Rueness J. Norsk Algeflora. Oslo, 1977. 266 S.

Taylor W. R. Marine algae of the Northeastern coast of North America // Ann. Arbor, 1957. 509 p.

SUMMARY

Taxonomic revision revealed that the genus *Porphyra* is represented in the northern seas of Russia by 5 species — monostromatic *P. leucosticta*, *P. purpurea*, *P. umbilicalis* and distromatic *P. miniata*, *P. amplissima*. Previous records of *P. abyssicola* in the Barents and White Seas are in error and transferred to various species. *P. laciniata* sensu A. Zinova (1955) is *P. purpurea*, which is common to Murman coast of the Barents Sea and infrequent in the White Sea. *P. leucosticta* is recorded for the first time in Russia on Murman coast. Based on a study of type specimens *P. helenae* and *P. miniata*. *P. helenae* is considered conspecific with *P. miniata*. The latter is characterized by reproductive thallus divided longitudinally into male and female sectors and closely related to Pacific *P. variegata*. *P. amplissima* differs in having mixed spermatangia and carposporangia along the margin of mature thallus. The distribution of *Porphyra* species in Eurasian sector of the Arctic Ocean is limited to high boreal waters — Murman coast of the Barents Sea and the White Sea. Taxonomy, distribution, relationships of species are discussed. Descriptions of species based on material studied are given.

УДК 582.29 (571.54) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© Г. П. Урбанавичюс

PHYSCIELLA AUSTROSIBIRICA (*PHYSCIACEAE*, *ASCOMYCOTA*) — НОВЫЙ ВИД ЛИШАЙНИКА ИЗ ЮЖНОЙ СИБИРИ

G. P. URBANAVICHUS. *PHYSCIELLA AUSTROSIBIRICA* (*PHYSCIACEAE*, *ASCOMYCOTA*), A NEW LICHEN SPECIES FROM SOUTHERN SIBERIA

Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
184209 Мурманская обл., Апатиты, ул. Ферсмана, 14а
E-mail: urban@aprec.ru

Поступила 11.04.2006

Новый вид лишайника *Physciella austrosibirica* (*Physciaceae*) описан из Южной Сибири (Республика Бурятия, Байкальский заповедник). Показаны особенности его экологии, распространения и отличия от близких видов. Дан ключ для определения известных в России видов рода *Physciella*.

Ключевые слова: лишайник, новый вид, *Physciella austrosibirica*, *Physciaceae*, Бурятия, Южная Сибирь, Россия, ключ, *Physciella*.

Во время обработки фисциоидных лишайников, собранных в Республике Бурятия, был обнаружен лишайник, не относящийся ни к одному из известных в настоящее время видов *Phaeophyscia* Moberg или *Physciella* Essl. (Moberg, 1995; Урбанавичюс и др., 2003). В результате изучения гербарных материалов родов *Phaeophyscia* и *Physciella* и анализа литературных данных (Poelt, 1974; Kashiwadani, 1975; Moberg, 1977, 1983, 2004; Esslinger, 1978, 1986, 2004a, b; Nowak, 1993) стало ясно, что обнаружен новый для науки вид *Physciella*, обладающий хорошими отличительными признаками.

Physciella austrosibirica G. Urban, sp. nov. — Фисциелла южносибирская (см. таблицу-вклейку, *а*).

Thallus foliaceus, lobatus, orbicularis vel irregularis, diametro usque ad 1.5—2 cm, firme adnatus, superne griseo-brunneus, non pruinatus, subtus albidus; rhizinae paucae, albidae. Lobi conspicue convexus, valde angusti, 0.2—0.4(–0.5) mm lati, elongati, separati. Soredia et isidia desunt. Stratum corticale inferium prosoplectenchymatum. Apothecia sparsa, 0.2—0.4(–0.6) mm in diametro. Sporae *Physcia*-type, (15–)16.7—18.4(–20) × 8.4—10 мкм. Pycnidia abundata, pycnoconidia ellipsoidea, 2.5—3.3 × 1 мкм.

Affinitas. A *Physciella denigrata* lobis angustis, separatis et conspicue convexus differt.

Holotypus: Russia, Buryatiya Respublica, Dzhida district, declive australe jugi Chamar-Daban, in systemate fluminis Temnik, in fluminis Verchnjaja Chandagaita inferior, circa 3 km ex ostium, supra lapis ad ripam sinistram, 1120 m. s. m., 31 VII 2002, G. P. Urbanavichjus (GU310705). In Instituto Botanico Acd. Sci. Ros. (St. Petersburg) conservatur (LE). Isotypi in LE, H.

Таллом листоватый, розетковидный или нерегулярно-розетковидный, до 1.5—2 см в диам., достаточно плотно приросший к субстрату; без соредий и изидий. Лопасти очень узкие, 0.2—0.4(–0.5) мм шир., длинные, заметно выпуклые, хорошо отделены друг от друга. Верхняя поверхность серовато-коричневая, без налета; нижняя поверхность беловатая, с ризинами, простыми, редкими, одного цвета с поверхностью. Верхний коровой слой параплектенхимный. Нижний коровой слой прозоплектенхимный, слабо отграниченный от сердцевины. Сердцевина белая. Апотеции леканоровые, редкие, 0.2—0.4(–0.6) мм в диам., сидячие; диск плоский, коричневый, без налета; край одноцветный с талломом, цельный, возвышается над диском, без гиалиновых волосков («короны») по верху и без ризин на основании апотеция. Эпитеций коричневый, гимений бесцветный, гипотеций бесцветный или буроватый. Сумки булавовидные, с 8 спорами. Споры 2-клеточные, эллипсоидные, широкоэллипсоидные, серо-коричневые, коричневые, *Physcia*-типа, (15–16.7—18.4(–20) × 8.4—10 мкм. Пикнидии черно-коричневые, погруженные; конидии эллипсоидные, 2.5—3.3 × 1 мкм.

От близкого вида *Physciella denigrata* (Hue) Essl. (см. таблицу-вклейку, *б*) отличается более узкими и выпуклыми, сильнее разделенными лопастями, а также экологией — обитает исключительно на каменистом субстрате.

Голотип: Республика Бурятия, Джидинский р-н, южный склон хр. Хамар-Дабан, бассейн р. Темник, нижнее течение р. Верхняя Хандагайта, примерно 3 км вверх по течению от ее устья, скалы на левом берегу, 1120 м над ур. м., 51°09′ с. ш.,105°01′ в. д., на камнях, 31 VII 2002, Г. П. Урбанавичюс (GU310705). Хранится в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Изотипы: LE, H.

Изученные образцы. Второе местонахождение вида обнаружено примерно в 15 км на восток от первого.

Республика Бурятия, Джидинский р-н, южный склон хр. Хамар-Дабан, 51°10′55″ с. ш., 105°13′25″ в. д., бассейн р. Темник, среднее течение р. Самсалты (левый приток р. Темник, ниже по течению от места впадения р. Верхняя Хандагайта), 1060 м над ур. м., остепненный склон южной, юго-восточной экспозиции, на каменистых глыбах, 2 VIII 2002, Г. П. Урбанавичюс (GU310706).

В лихенологическом гербарии БИН обнаружен образец описываемого вида, собранный А. А. Еленкиным с территории современной Республики Бурятии: Тункинский р-н, окр. с. Монды, на камне, 14 VI 1902 (без номера). Это местонахождение находится примерно в 300 км на запад-северо-запад от Байкальского заповедника. На конверте рукой А. А. Еленкина написано «*Dimelaena orina*» (перечеркнуто дважды) и ниже «*Physcia obscura*». В данном образце заметна интересная особенность — таллом в центре мертвый, но лопасти продолжали расти по периферии и образовали хорошо выраженное кольцо шириной 2—3 мм.

Важным дифференцирующим признаком нового вида является его экология. *P. austrosibirica* обитает на голой поверхности каменистых глыб, на сухих, достаточно освещенных склонах южной и юго-западной экспозиции, т. е. является эпилитом и ксерофитом. Близкий вид *P. denigrata* обитает в существенно иных условиях — на коре деревьев (преимущественно рода *Populus* L.), в довольно влажных долинных лесах под пологом леса (эпифит, мезофит). Нам известны единичные случаи поселения *P. denigrata* на камнях, но при этом таллом все равно сохраняет все морфологические особенности, свойственные эпифитным образцам.

В изученных нами образцах совместно с *Physciella austrosibirica* произрастали следующие лишайники: *Acarospora* sp., *Aspicilia* sp., *Leptogium* sp., *Lichinella* cf. *nigritella* (Lettau) P. Moreno et Egea, *Phaeophyscia sciastra* (Ach.) Moberg, *Physcia caesia* (Hoffm.) Fürnr., *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, *Peltula euploca* (Ach.) Poelt, *Rhizoplaca* sp. (только в образце, собранном А. А. Еленкиным), *Xanthoria* cf. *ulophyllodes* Räsänen, *Xanthoria* sp.

Род *Physciella* был выделен из рода *Phaeophyscia* на основе следующих признаков: нижняя поверхность таллома белая, ризины простые, белые, нежные, разреженные; нижний коровой слой прозоплектенхимный; апотеции в основании без ризин; лишайниковые вещества отсутствуют (Esslinger, 1986). Приводим уточненное описание рода *Physciella*.

Род *PHYSCIELLA* Essl., 1986, Mycologia, Vol. 78 : 93

Таллом листоватый, розетковидный или неправильной формы, небольших размеров, обычно менее 4—5 см в диам. (редко до 7 см диам.), плотно прижатый к субстрату, с соредиями или без них. Верхняя поверхность таллома гладкая, светло-серая, серовато-белая, серо-коричневая, часто с зеленоватым оттенком, без налета и гиалиновых волосков. Верхний коровой слой параплектенхимный. Сердцевина белая. Нижняя поверхность обычно белая, иногда буровато-белая, с ризинами редкими, простыми, светлыми, одного цвета с нижней поверхностью. Лопасти узкие, от 0.2 до 1.5(–3) мм шир., редко шире, радиально расположенные, раздельные, плоские или слабовыпуклые, иногда сильновыпуклые, на концах округлые, с более или менее прижатыми к субстрату или приподнятыми концами. Сорали губовидные, расположенные на концах и по краю лопастей, либо кратеровидные — на поверхности лопастей.

Фотобионт *Trebouxia*-типа.

Апотеции леканоровые, сидячие на поверхности лопастей или на коротких ножках, (0.2–)1—1.5(–2.5) мм в диам.; диск плоский, коричневый, без налета; край цельный, возвышается над диском, без гиалиновых волосков («короны») по верху и без ризин на основании апотеция. Эпитеций коричневый, гимений бесцветный, гипотеций бесцветный или буроватый. Сумки булавовидные, с 8 спорами. Споры серо-коричневые, коричневые, 2-клеточные, *Physcia*- или *Pachysporaria*-типа.

Пикнидии погруженные; конидии эллипсоидные, 2.5—4 × 1—1.5 мкм.

Не содержит веществ, определяемых TLC. Реакции на реактивы K, KC, C, P отрицательные.

Типовой вид: *Physciella chloantha* (Ach.) Essl.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИЗВЕСТНЫХ В РОССИИ ВИДОВ РОДА *PHYSCIELLA*

1. Таллом с соралями . . . . 2.
— Таллом без соралей . . . . 3.
2. Сорали губовидные, конечные или краевые, развиваются на коротких боковых лопастинках . . . . *P. chloantha*.
— Сорали кратеровидные, округлые, поверхностные, редко почти краевые . . . . *P. melanchra* (Hue) Essl.
3. Лопасти широкие, (0.5–)1—3(–5) мм шир., плоские, плоско-вогнутые или немного выпуклые; верхняя поверхность зеленовато-серая, серая до серо-коричневой, всегда с зеленоватым оттенком; эпифит . . . . *P. denigrata*.
— Лопасти очень узкие, 0.2—0.4 мм шир., заметно выпуклые, хорошо отделены друг от друга; верхняя поверхность серо-коричневая; эпилит . . . . *P. austrosibirica*.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49467).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н., Отнюкова Т. Н. Род *Phaeophyscia* Moberg в лихенофлоре Южной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии / Матер. Второй Междунар. науч.-практич. конф. Барнаул, 2003. С. 95—97.

Esslinger T. L. Studies in the lichen family *Physciaceae*. II. The genus *Phaeophyscia* in North America // Mycotaxon. 1978. Vol. 7. P. 283—320.

Esslinger T. L. Studies in the lichen family *Physciaceae*. VII. The new genus *Physciella* // Mycologia. 1986. Vol. 78. P. 92—97.

Esslinger T. L. Phaeophyscia // In Nash T. H. III, Ryan B. D., Diederich P., Gries C., Bungartz F. (eds.): Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Arizona, 2004a. Vol. 2. P. 402—414.

Esslinger T. L. Physciella // In Nash T. H. III, Ryan B. D., Diederich P., Gries C., Bungartz F. (eds.): Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Arizona, 2004b. Vol. 2. P. 416—418.

Kashiwadani H. The genera *Physcia*, *Physconia* and *Dirinaria* (*Lichens*) of Japan // Ginkgoana. 1975. Vol. 3. P. 1—77.

Moberg R. The lichen genus *Physcia* and allied genera in Fennoscandia // Symbol. Bot. Upsal. 1977. Vol. 22. P. 1—108.

Moberg R. The genus *Phaeophyscia* in East Africa // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 509—516.

Moberg R. The lichen genus *Phaeophyscia* in China and Russian Far East // Nord. J. Bot. 1995. Vol. 15(3). P. 319—335.

Moberg R. Phaeophyscia // Nordic Lichen Flora. Uddevalla, 2004. Vol. 2. P. 27—31.

Nowak J. Porosty (Lichenes). T. 6. Cz. 3. *Physciaceae* Sensu Stricto // Flora Polska. Rosliny Zarodnikowe Polski I Ziem Osciennych. Kraków, 1993. 128 p.

Poelt J. Die Gattungen *Physcia*, *Physciopsis* und *Physconia* (*Lichenes*, *Physciaceae*) (Flechten des Himalaya 6) // Khumbu Himal. 1974. Bd 6. Lfg. 2. S. 57—100.

SUMMARY

The new lichen species *Physciella austrosibirica* G. Urban. is described on the base of material from localities in Buryatia. It resembles the *P. denigrata* (Hue) Essl., but differs by more convex and usually separated very narrow lobes, and saxicolous living. The identification key to the four Russian species of *Physciella* is presented.

УДК 582.579.2 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© Г. И. Родионенко

О САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ РОДА *LIMNIRIS* (*IRIDACEAE*)

G. I. RODIONENKO. ON THE INDEPENDENCE OF THE GENUS *LIMNIRIS* (*IRIDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Ботанический сад
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 27.06.2006

Обосновывается необходимость восстановления рода *Limniris*, приводится система и уточняется видовой состав рода. Сделаны новые комбинации в ранге вида, секций и серий под родовым названием *Limniris*.

Ключевые слова: род *Limniris*, система, новые комбинации, род *Iris*, *Iridaceae*.

Исторически основная группа видов типового рода сем. *Iridaceae* — *Iris* L. — по признаку наличия или отсутствия бородки из многоклеточных волосков на долях околоцветника была разделена на две группы — *Apogon* (безбородые ирисы) и *Pogon* (бородатые ирисы). В результате анализа накопившейся за последние годы информации я пришел к выводу, что различия между ирисами этих групп значительно более глубокие, чем только наличие или отсутствие бородки, и что они не составляют монофилитическую группу. Об этом в первую очередь говорит факт отсутствия между ними межвидовых гибридов как в природе, в местах их совместного произрастания, так и в практике селекционеров, занимающихся отдаленной гибридизацией. Поэтому сообщение в журнале «Signa» (McLeland, 1989) о созданном гибриде между представителем бородатых ирисов *Iris pallida* Lam. и видом северо-американской флоры *I. verna* L., числившемся в группе безбородых ирисов, вызвало у меня недоумение. Тем не менее этот случай помог выявить истинную природу *I. verna*, который при отсутствии ярко выраженной бородки был ошибочно причислен к безбородым ирисам, что и подтвердили дальнейшие исследования этого вида (Tillie et al., 2001).

Вторым доказательством отсутствия монофилии являются результаты работ, выполненные на молекулярном уровне (Шнеер, 1990; Tillie et al., 2001).

Третьим доказательством может служить открытая мною закономерность эволюционного процесса, свойственного видам этих групп ирисов. Заключается она в том, что безбородые ирисы, попав в сугубо экстремальные условия, способны порождать луковичные биоморфы. Примером являются роды *Xiphium* и *Iridodictyum*, произошедшие от корневищных безбородых ирисов (Родионенко, 2003а, б). Бородатые же ирисы, попав в аналогичные условия, способны порождать только клубнелуковичную биоморфу.[1]

Обратимся к таксономической истории, имеющей отношение к данному вопросу. В 1823 г. I. F. Tausch разделил ирисы на 6 секций, одну из которых он назвал *Limniris*. В качестве представителей этой секции приведены *I. pseudacorus* L. и *I. sibirica* L. H. Th. L. Reichenbach (1841) секции, выделенные Tausch, распределил между 3 самостоятельными родами: *Iris* (секции *Poiris* и *Lophiris*), *Limniris* (секции *Limniris*, *Xyridion* и *Spathula*) и *Xiphion* (секция *Xiphion*). M. Fuss (Fuss, 1866) принял систему, предложенную Reichenbach, и, описывая флору Трансильвании, корневищные ирисы, произрастающие там, отнес к 2 родам: *Iris* L. и *Limniris* Rchb.

Оценивая работу Reichenbach, следует отметить, что он, несомненно, обладал большой таксономической прозорливостью, оставив за родом *Iris* только бородатые и гребенчатые ирисы и обособив группу безбородых видов в качестве самостоятельного рода *Limniris*. К сожалению, как Reichenbach, так и Fuss работали с весьма ограниченным числом видов рода *Iris* (s. l.). Если же рассматривать безбородые ирисы в их современном видовом составе, то можно прийти к выводу, что они четко разделяются на 2 экологически обособленные группы: первая представлена влаголюбивыми видами, а вторая — сухолюбивыми видами. Группа сухолюбивых видов из-за свойственной ей гетерогенности в последние годы была разделена на серию родов: род *Cryptobasis* (Мавродиев, Алексеев, 2003), *Ophioiris* (Родионенко, 2004), *Xyridion* (Родионенко, 2005), *Sclerosiphon* (Родионенко, 2006а) и *Eremiris* (Родионенко, 2006б). При обособлении и восстановлении родов мы придерживались не субъективных позиций, изложенных Э. Майром (Майр, 1947), а четко следовали концепции В. Л. Комарова (Комаров, 1934), согласно которой каждый из выделенных родов представляет собой памятник эволюционному процессу, уже закончившемуся в основных своих чертах.

Виды, входившие ранее в subgen. *Limniris* sect. *Unguiculares* (Родионенко, 1961), заслуживают дополнительного изучения. Я в своей работе 1961 г., ориентируясь на отсутствие у видов секции *Unguiculares* нектаротеки, на неполную рассеченность столбика пестика и наличие расширенных нитей тычинок, срастающихся между собой и образующих трубку вокруг нерассеченной части столбика, повысил ее таксономический ранг, переведя из серии *Unguiculares* (Lawrence, 1953) в секцию *Unguiculares*. W. Schulze (Schulze, 1965) после изучения пыльцевых зерен выделил виды этой группы в самостоятельный род *Siphonostylis*. В настоящее время на основании имеющейся информации я пришел к твердому убеждению, что род *Siphonostylis*, так же, как и род *Gynandriris*, ничего общего с ирисами не имеет и, по-видимому, происходит из африканского центра формирования сем. *Iridaceae*.

---

[1] Обстоятельнее об этом будет сообщено в статье, посвященной новой системе рода *Iris*.

Принимая род *Limniris*, мы разделили виды, отнесенные к нему, на 3 подрода: *Limniris*, *Hexagonae* и *Ioniris*.

Кратко характеризуя виды типового подрода *Limniris*, следует отметить, что они в значительной мере составляют монофилитическую группу, хотя экологически и не однородную, так как среди них есть виды, в процессе эволюции приспособившиеся к засушливым условиям. Ярким примером этого являются виды секции *Californicae*. Однако их родственная связь с влаголюбивыми видами подрода *Limniris* сохранилась. Последнее было наглядно доказано гибридизацией, проведенной L. Lenz (Lenz, 1962), и подтверждено молекулярными исследованиями (Tillie et al., 2001). Более того, у ярко выраженных влаголюбов в пределах их обширных ареалов мне приходилось встречать сухолюбивые популяции. Примером может служить *L. laevigata* (Fisch.) Rodionenko var. *jacutensis* Rodionenko (Родионенко, 1977).

Некоторые популяции таких видов, как *L. setosa* (Pall. ex Link) Rodionenko и *L. laevigata* (sect. *Laevigatae*), обладают необычайно высокой холодостойкостью. Из других особенностей, свойственных многим видам этой секции, следует отметить высокую гидрохорность, благодаря которой они заняли обширные ареалы.

По сравнению с вариантом системы рода *Iris* 1961 г. в нынешнем варианте я поднял таксономический ранг ser. *Hexagonae* и ser. *Ioniris* до уровня подрода. Причина этого состоит в своеобразии их морфолого-биологических свойств, к сожалению, до сих пор недостаточно изученных.

Виды подрода *Hexagonae* по влаголюбию и некоторым другим биологическим свойствам сходны с влаголюбивыми видами подрода *Limniris*. Что же касается структурных особенностей проростков, семенных коробочек, семян и самих корневищ, то между подродами имеется существенное отличие. Все виды подрода *Limniris* обладают длинносвязниковым типом проростка, а видам подрода *Hexagonae* свойствен короткосвязниковый тип. Корневища первого из упомянутых подродов, как правило, скрытые в почве, в то время как у видов подрода *Hexagonae* они большей частью располагаются на поверхности почвы. Добавим, что и годовые звенья корневищ у них достигают в 3—5 раз большей длины, чем у видов типового подрода. По этой причине они весьма трудны для горшечной культуры. Что касается семян, то они имеют более толстую кожуру, плавучесть которой не уступает, пожалуй, плавучести ткани коры пробкового дуба (*Quercus suber*).

Еще W. Dykes (Dykes, 1913) высказал предположение о существовании родственной связи между видами рассматриваемого подрода *Hexagonae* и так называемыми *Spuria*-ирисами (ныне видами рода *Xyridion*). В структуре проростков и семенных коробочек подобная связь действительно прослеживается. Кроме того, исследования анатомии листа (Wu, Culter, 1985) выявили наличие ксероморфных признаков у листьев подрода *Hexagonae*.

Опуская характеристику декоративных достоинств видов подрода *Hexagonae*, отметим, что в зоне их естественного обитания им свойственны исключительно высокая жизнеустойчивость и способность к активной межвидовой гибридизации, о чем свидетельствует работа J. K. Small и E. J. Alexander (Small, Alexander, 1931).

Мои предположения о том, что секции *Chinenses* и *Ioniris* могут быть объединены в одной таксономической группе, подтверждаются анатомическим изучением листа (Wu, Culter, 1985), поэтому они и отнесены к одному подроду *Ioniris*.

Виды секции *Ioniris* обладают суммой признаков, имеющих высокое таксономическое значение, но еще недостаточно изученных. Из всех безбородых «ирисов» только их семенам свойствен семяпридаток, способствующий зоохории. Как было мною замечено, эти семяпридатки после дождя обретают липкость и способность прилипать к копытам пасущихся животных. Своеобразно устроены тонкостенные коробочки видов, быстро раскрывающиеся и энергично разбрасывающие семена. Возможно, к интересным результатам приведет и кариологический анализ хромосом (2n = 84) видов данной секции.

Отдельные популяции *L. ruthenica* (Ker Gawl.) Fuss обладают довольно ощутимым приятным ароматом фиалки. Можно предположить, что отсюда и происходит название подрода *Ioniris* (Ion — по-гречески фиалка).

Что касается видов секции *Chinenses*, то среди всех видов рода *Limniris* нет менее изученной и более интересной в филогенетическом и таксономическом отношении группы. Достаточно сказать, что у некоторых видов этой секции обнаружены на мочковатых корнях клубневидные образования. Каково их функциональное значение, пока неизвестно. Вызывает удивление и присутствие гребневидных складок на ноготках наружных долей околоцветника. По мнению T. Hall (Hall, 2001), изучавшего ирисы на молекулярном уровне, виды секции *Chinenses* в эволюционном отношении являются выжившими предками добавочных ветвей *Limniris* и представляют собой смесь не очень близкородственных видов. Эти реликтовые виды я не имел возможности изучать ни в природе, ни на экспериментальном участке Ботанического сада, о чем могу только сожалеть.

Есть предположение, что в секции *Chinenses* имеются виды, содержащие элементы генетического родства с гребенчатыми ирисами. Дополнительные исследования видов секции *Chinenses* рода *Limniris* могут пролить свет на вопросы филогении рода *Iris* (s. l.) и уточнить состав этих таксонов. В настоящее время Q.-G. Wu и D. F. Culter (1985) на основании анатомического исследования листа предлагают перевести *Iris rossii* Baker из секции *Chinenses* в состав подрода *Crossiris* рода *Iris*, а из состава последнего убрать *I. speculatrix* Hance и включить его в секцию *Chinenses*.

В процессе таксономической перестройки подрода *Limniris* рода *Iris* осталась неохарактеризованной группа видов серии *Syriacae*. Речь идет об *I. grant-duffii* Baker, *I. masia* Stapf ex Foster и их разновидностях. Генетически они тяготеют к видам рода *Cryptobasis*, куда, вероятно, они и должны быть включены в качестве секции или подрода.

Ниже мы приводим систему рода *Limniris*.

Limniris (Tausch) Reichenb., 1841, Reper. Herb.: 43, emend. Rodionenko; Fuss, 1866, Fl. Transsilv.: 636. — *Iris* L. sect. *Limniris* Tausch, 1823, Hort. Canalius, 1 : [11]. — *Iris* subgen. *Limniris* (Tausch) Spach, 1846, Ann. Sci. Nat., ser. 3, 5 : 99, emend. Rodionenko, 1961, Род Ирис: 185.

Lectotypus (Rodionenko, hic designatus): *Iris sibirica* L. (=*Limniris sibirica* (L.) Fuss.).

От рода *Iris* отличается отсутствием бородки или гребневидного выступа на нижних долях околоцветника.

Subgen. 1. *Limniris*.

Typus: generis lectotypus.

Sect. 1. *Limniris*. — *Iris* L. subsect. *Sibiricae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2 Aufl., 15 a: 501. — *Iris* ser. *Sibiricae* (Diels) Lawrence, 1953, Gen. Herb. 8, 4 : 359; Родионенко, 1961, Род Ирис: 187.

Typus: generis lectotypus.

Ser. 1. *Limniris*. — *Iris* subsect. *Sibiricae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2 Aufl., 15 a: 501. — *Iris* subser. *Sibiricae* (Diels) Lenz, 1976, Aliso, 8, 4 : 380.

Typus: generis lectotypus.

Limniris sibirica (L.) Fuss, 1866, Fl. Transsilv.: 637. — *Iris sibirica* L., 1753, Sp. Pl.: 39.

Limniris sanguinea (Hornem.) Rodionenko comb. nov. — *Iris sanguinea* Hornem., 1813, Hort. Bot. Hafn. 1 : 58. — *I. orientalis* Thunb., 1794, Trans. Linn. Soc. (London) 2 : 328.

Limniris typhifolia (Kitagawa) Rodionenko comb. nov. — *Iris typhifolia* Kitagawa, 1934, Bot. Mag. Tokyo 48 : 94.

Limniris sect. Limniris ser. 2. Chrysographes (Simonet) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* subsect. *Chrysographes* Simonet, 1934, Ann. Sci. Nat., ser. Bot. 10, 16 : 371. — I. subser. *Chrysographes* (Simonet) Lenz, 1976, Aliso, 8, 4 : 380.

Typus: *Iris chrysographes* Dykes (=*Limniris chrysographes* (Dykes) Rodionenko).

Limniris chrysographes (Dykes) Rodionenko comb. nov. — *Iris chrysographes* Dykes, 1911, Gard. Chron. 49 : 362.

Limniris bulleyana (Dykes) Rodionenko comb. nov. — *Iris bulleyana* Dykes, 1910, Gard. Chron, ser. 3, 47 : 418.

Limniris clarkei (Baker) Rodionenko comb. nov. — *Iris clarkei* Baker, 1892, Handb. Irid. 25.

Limniris delavayi (Micheli) Rodionenko comb. nov. — *Iris delavayi* Micheli, 1895, Rev. Hort. 67 : 399, f. 128—129.

Limniris dykesii (Stapf) Rodionenko comb. nov. — *Iris dykesii* Stapf, 1932, Bot. Mag. t. 9282.

Limniris forrestii (Dykes) Rodionenko comb. nov. — *Iris forrestii* Dykes, 1910, Gard. Chron. ser. 3, 47 : 418.

Limniris phragmitetorum (Hand.-Mazz.) Rodionenko comb. nov. — *Iris phragmitetorum* Hand.-Mazz., 1925, Anz. Akad. Wiss. Wien 62 : 241.

Limniris wilsonii (C. H. Wright) Rodionenko comb. nov. — *Iris wilsonii* C. H. Wright, 1907, Kew Bull. 321.

Limniris sect. 2. Californicae (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* subsect. *Californicae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2 Aufl., 15 a: 501. — *I.* ser. *Californicae* (Diels) Lawrence, 1953, Gen. Herb. 8, 4 : 360; Родионенко, 1961, Род Ирис: 188.

Lectotypus: (Rodionenko, hic designatus): *Iris douglasiana* Herb. (=*Limniris douglasiana* (Herb.) Rodionenko).

Limniris douglasiana (Herb.) Rodionenko comb. nov. — *Iris douglasiana* Herb., 1841, Bot. Voy. Beech.: 395.

Limniris bracteata (Wats.) Rodionenko comb. nov. — *Iris bracteata* Wats., 1885, Proc. Amer. Acad. 20 : 375.

Limniris chrysophylla (Howell) Rodionenko comb. nov. — *Iris chrysophylla* Howell, 1902, Fl. N. W. Amer. 1 : 633.

Limniris fernaldii (R. C. Foster) Rodionenko comb. nov. — *Iris fernaldii* R. C. Foster, 1938, Iridis species novae: 1.

Limniris hartwegii (Baker) Rodionenko comb. nov. — *Iris hartwegii* Baker, 1876, Gard. Chron. n. s. 6 : 323.

Limniris innominata (Henderson) Rodionenko comb. nov. — *Iris innominata* Henderson, 1930, Rhodora 32 : 23.

Limniris macrosiphon (Torr.) Rodionenko comb. nov. — *Iris macrosiphon* Torr., 1857, Pacific Rail Road Report, 4 : 144.

Limniris munzii (R. C. Foster) Rodionenko comb. nov. — *Iris munzii* R. C. Foster, 1938, Iridis species novae: 2.

Limniris purdii (Eastw.) Rodionenko comb. nov. — *Iris purdii* Eastw., 1897, Proc. Calif. Acad. Sci., ser. 3, 1 : 78.

Limniris tenax (Dougl.) Rodionenko comb. nov. — *Iris tenax* Dougl. ex Lindley, 1829, Bot. Reg. 15, t. 1218.

Limniris tenuissima (Dykes) Rodionenko comb. nov. — *Iris tenuissima* Dykes, 1912, Gard. Chron., 3, 51 : 18.

Limniris sect. 3. Laevigatae (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* subsect. *Laevigatae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl, 15 a: 502. — *I.* ser. *Laevigatae* (Diels) Lawrence, 1953, Gent. Herb., 8, 4 : 361; Родионенко, 1961, Род Ирис: 187. — *I.* subsect. *Tripetalae* Diels, 1930, l. c.: 502. — *I.* ser. *Tripetalae* (Diels) Lawrence, 1953, l. c.: 363; Родионенко, 1961, Род Ирис: 188.

Typus: *Iris laevigata* Fisch. (=*Limniris laevigata* (Fisch.) Rodionenko).

Limniris laevigata (Fisch.) Rodionenko comb. nov. — *Iris laevigata* Fisch., 1837, in Turcz., Cat. Pl. Baical. N 1119.

Limniris ensata (Thunb.) Rodionenko comb. nov. — *Iris ensata* Thunb., 1794, Trans. Linn. Soc. (London) 2 : 328; Грубов, 1970, Новости сист. высш. раст. 6 : 32. — *I. kaempferi* Siebold ex Lemaire, 1858, Ill. Hort. 5 : t. 157.

Limniris pseudacorus (L.) Fuss, 1866, Fl. Transsilv.: 636. — *Iris pseudacorus* L., 1753, Sp. Pl., 1 : 38.

Limniris maackii (Maxim.) Rodionenko comb. nov. — *Iris maackii* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 542.

Limniris mzchetica (Rodionenko) Rodionenko comb. nov. — *Iris mzchetica* Rodionenko, 2003, Бот. журн. 88, 5 : 135.

Limniris versicolor (L.) Rodionenko comb. nov. — *Iris versicolor* L., 1753, Sp. Pl., 1 : 39.

Limniris virginica (L.) Rodionenko comb. nov. — *Iris virginica* L., 1753, Sp. Pl., 1 : 39.

Limniris setosa (Pall. ex Link) Rodionenko comb. nov. — *Iris setosa* Pall. ex Link, 1820, in Sprengl, Schrader, Link, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 1, 3 : 71.

Limniris tridentata (Pursh) Rodionenko comb. nov. — *Iris tridentata* Pursh, 1814, Fl. Amer. Sept. 1 : 30.

Limniris sect. 4. Longipetalae (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* subsect. *Longipetalae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl, 15 a: 502. — *I.* ser. *Longipetalae* (Diels) Lawrence, 1953, Gen. Herb. 8, 4 : 362; Родионенко, 1961, Род Ирис: 188.

Typus: *Iris longipetala* Herb.(=*Limniris longipetala* (Herb.) Rodionenko).

Limniris longipetala (Herb.) Rodionenko comb. nov. — *Iris longipetala* Herb., 1841, Bot. Beech. Voy.: 395.

Limniris missouriensis (Nutt.) Rodionenko comb. nov. — *Iris missouriensis* Nutt., 1834, Journ. Acad. Philad. 7 : 158.

Limniris sect. 5. Prismaticae (Lawrence) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* ser. *Prismaticae* Lawrence, 1953, Gen. Herb. 8, 4 : 362; Родионенко, 1961, Род Ирис: 187.

Typus: *Iris prismatica* Pursh (=*Limniris prismatica* (Pursh) Rodionenko).

Limniris prismatica (Pursh) Rodionenko comb. nov. — *Iris prismatica* Pursh, 1814, Fl. Amer. Sept. 1 : 30.

Limniris subgen 2. Hexagonae (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* subsect. *Hexagonae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl, 15 a: 502. — *I.* ser. *Hexagonae* (Diels) Lawrence, 1953, Gen. Herb. 8, 4 : 362; Родионенко, 1961, Род Ирис: 188.

Typus: *Iris hexagona* Walt (=*Limniris hexagona* (Walt.) Rodionenko).

Limniris hexagona (Walt.) Rodionenko comb. nov. — *Iris hexagona* Walt., 1788, Fl. Carolin.: 66.

Limniris fulva (Ker Gawl.) Rodionenko comb. nov. — *Iris fulva* Ker Gawl., 1812, Bot. Mag. t. 1496.

Limniris brevicaulis (Raf.) Rodionenko comb. nov. — *Iris brevicaulis* Raf., 1817, Fl. Ludov.: 20.

Limniris giganticaerulea (Small) Rodionenko comb. nov. — *Iris giganticaerulea* Small, 1929, Addisonia, 14 : 5.

Limniris nelsonii (Randolph) Rodionenko comb. nov. — *Iris nelsonii* Randolph, 1966, Baileya, 14, 4 : 150.

Limniris subgen. 3. Ioniris (Spach) Rodionenko comb. nov. — *Iris* subgen. *Ioniris* Spach, 1846, Ann. Sci. Nat., ser. 3, 5 : 98. — *Ioniris* (Spach) Klatt, 1872, Bot. Zeit. 30 : 502.

Lectotypus: (Rodionenko, hic designatus): *Iris ruthenica* Ker Gawl. (=*Limniris ruthenica* (Ker Gawl.) Fuss.).

Limniris sect. 1. Ioniris (Spach) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* subgen. *Ioniris* Spach, 1846, Ann. Sci. Nat., ser. 3, 5 : 98. — *Iris* sect. *Ioniris* (Spach) Rodionenko, 1961, Род Ирис: 190.

Typus: *Iris ruthenica* Ker Gawl. (=*Limniris ruthenica* (Ker Gawl.) Fuss).

Limniris ruthenica (Ker Gawl.) Fuss, 1866, Fl. Transsilv.: 637. — *Iris ruthenica* Ker Gawl., 1808, Bot. Mag. t. 1123.

Limniris uniflora (Pall. ex Link) Rodionenko comb. nov. — *Iris uniflora* Pall. ex Link, 1820, in Sprengel, Schrader, Link, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 1, 3 : 71.

Limniris sect. 2. Chinenses (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. — *Iris* subsect. *Chinenses* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2 Aufl, 15 a: 502. — *I.* ser. *Chinenses* (Diels) Lawrence, 1953, Gen. Herb. 8, 4 : 360; Родионенко, 1961, Род Ирис: 187.

Typus: *Iris grijsii* Maxim. (=*Limniris grijsii* (Maxim.) Rodionenko).

Limniris minutoarea (Makino) Rodionenko comb. nov. — *Iris minutoaurea* Makino, 1928, Journ. Jap. Bot. 5 : 17.

Limniris grijsii (Maxim.) Rodionenko comb. nov. — *Iris grijsii* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 515.

Limniris henryi (Baker) Rodionenko comb. nov. — *Iris henryi* Baker, 1892, Handb. Irid.: 6.

Limniris koreana (Nakai) Rodionenko comb. nov. — *Iris koreana* Nakai, 1914, Fedde, Repert. 13 : 248.

Limniris odaesanensis (Y. N. Lee) Rodionenko comb. nov. — *Iris odaesanensis* Y. N. Lee, 1974, Korean Journ. Bot., 17, 1 : 35.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Предисловие // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 1—12.

Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е. Морфолого-биологические особенности рода *Cryptobasis* (*Iridaceae*) в связи с его систематикой // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 50—55.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М., 1947. 504 с.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л., 1961. 216 с.

Родионенко Г. И. Iris L. — Ирис, или Касатик // Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР. Л., 1977. Т. 1. С. 225—273.

Родионенко Г. И. Иридодиктиумы // В мире растений. 2003а. № 5. С. 32—37.

Родионенко Г. И. Ксифиумы // В мире растений. 2003б. № 9. С. 38—45.

Родионенко Г. И. Ophioris — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1359—1361.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Xyridion* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 55—59.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Sclerosiphon* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 12. С. 1895—1898.

Родионенко Г. И. *Eremeris* — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 11. С. 1707—1713.

Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 804—809.

Dykes W. R. The Genus *Iris*. Cambridge, 1913. 245 p.

Fuss M. Flora Transsilvaniae excursoria. Gibinii. 1866. 864 p.

Hall T. Iris tenuis Wats. — a new perspective // The *Iris* year book (Britisch Iris Society). 2001. P. 81—83.

Lawrence G. H. M. A reclassification of the genus *Iris* // Gentes Herbarum. Ithaca, New York, 1953. Vol. 8. fasc. 4. P. 346—371.

Lenz L. W. A key character in *Iris* for separating the Sibiricae and the Californicae // Aliso. 1962. Vol. 5. N 2. P. 211—214.

McLeland J. R. «Pal-verna» pogon-apogon hybrid? // Signa (Species Iris Group of North America). 1989. N 42. 1521 p.

Reichenbach H. Th. L. Repertorium Herbarii sive nomenclator generum plantarum systematicus. Dresden, Leipzig. 1841. 240 p.

Schulze W. Siphonostylis, eine neue Gattung der *Iridaceae* // Österr. Bot. Zeitschr. 1965. Bd 112. H. 3. S. 331—343.

Small J. K., Alexander E. J. Botanical Inter pretations of the Iredaceous plants of the Gulf States // Contr. New York Bot. Gard. 1931. N 327. P. 325—358.

Tausch I. F. Hortus Canalius seu plantarum rariorum. Pragae, 1823. T. 1. 48 p.

Tillie N., Chase M. W., Hall T. Molecular studies in the genus *Iris* L.: a preliminary study // Annali di botanica. 2001. n. s. Vol. 1. N 2. P. 105—112.

Wu Q.-G., Culter D. F. Taxonomic, evolutionary and ecological implication of the leaf anatomy of rhizomatous *Iris* species // Bot. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 90. N 3. P. 253—303.

SUMMARY

The necessity of the recognition of the genus *Limniris* (*Iridaceae*) is reasoned. The species composition of the genus has been defined more precisely. The new combinations are made under the generic name *Limniris* in rank of species, subgenus, section and series.

УДК 581.9 (571.55) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 4

© О. А. Попова

RHAMNUS × *PISSJAUKOVAE* (*RHAMNACEAE*) — НОВЫЙ ГИБРИДНЫЙ ВИД ИЗ ЧИТИНСКОЙ ОБЛАСТИ

O. A. POPOVA. *RHAMNUS* × *PISSJAUKOVAE* (*RHAMNACEAE*), A NEW HYBRID SPECIES FROM THE CHITA REGION

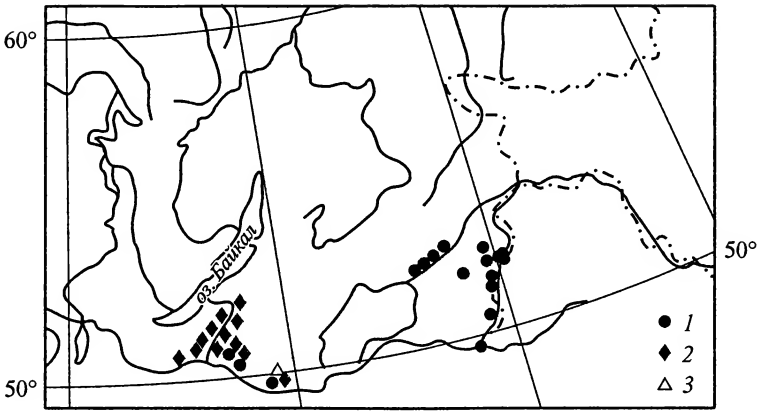
Забайкальский государственный гуманитарно-педагогический университет им. Н. Г. Чернышевского
672007 Чита, ул. Бабушкина, 129
Факс (3022) 26-73-11
E-mail: Popova@zabspu.ru

Поступила 28.11.2005
Окончательный вариант получен 05.09.2006

Из Читинской обл. описывается новый для науки гибридный вид *Rhamnus* × *pissjaukovae*, возникший в результате гибридизации *R. erythroxylon* Pallas и *R. davurica* Pallas.

Ключевые слова: новый гибридный вид, *Rhamnus* × *pissjaukovae*, *Rhamnaceae*, Читинская обл.

В Читинской обл. из рода *Rhamnus* L. отмечено три вида. Обычным из них является *Rhamnus parvifolia* Bunge — мезоксерофильный кустарник, обитающий в Читинской обл. на открытых каменистых склонах и лесных опушках. Бо́льшая часть



Карта-схема распространения видов рода *Rhamnus* в Восточном Забайкалье.
1 — Rhamnus davurica; *2 — Rhamnus erythroxylon*; *3 — Rhamnus × pissjaukovae.*

ареала этого вида лежит за пределами Сибири — в Монголии и Китае. Два других вида — *R. erythroxylon* Pallas и *R. davurica* Pallas — относятся к реликтам неморальной флоры (Пешкова, 2001) и не имеют на территории Читинской обл. широкого распространения.

Ареал *R. davurica* охватывает Северную Корею, бассейн р. Амур, как китайскую, так и российскую его части. В Сибири этот вид был известен в Читинской обл., в бассейне р. Шилки. Л. И. Малышев и Г. А. Пешкова (1984) считали, что северо-западная граница ареала *R. davurica* в Сибири проходит по Яблоновому хр. Позднее этот вид был отмечен в одном пункте Бурятии — на горе Верхний Отсон в окрестностях с. Шарагол Кяхтинского р-на (Красная..., 2002). Нами *R. davurica* (Попова, 2004) была найдена в Красночикойском р-не Читинской обл.: окрестности с. Усть-Урлук, на правом берегу р. Чикой, у подножия степного склона в зарослях *Ulmus pumila* L. (см. рисунок).

R. erythroxylon — горно-степной ксерофильный кустарник, основная часть ареала которого приходится на центральную часть Монголии и Китая. В Сибири этот вид растет на каменисто-щебнистых открытых склонах и скалах степного пояса в Южной Бурятии в бассейне нижнего течения р. Селенги (Пешкова, 2001). В Читинской обл. было отмечено только одно его местонахождение: Петровск-Забайкальский р-н, около пос. Алентуй (Байков, 1996). Нами в Красночикойском р-не было найдено два местонахождения *R. erythroxylon* в окрестностях сел Жиндо и Усть-Урлук (Попова и др., 2003). В обоих случаях немногочисленные кусты *R. erythroxylon* растут по правому берегу р. Чикой на южном крутом каменисто-щебнистом степном склоне.

Вместе с двумя вышеназванными видами на территории Красночикойского р-на около с. Усть-Урлук в ильмовнике из *Ulmus pumila* были найдены необычные деревья, относящиеся к роду *Rhamnus* (см. рисунок). От *R. erythroxylon* и *R. davurica* они отличаются по строению листовых пластинок, но имеют сходные признаки с каждым из вышеуказанных видов.

Выявленные нами отличительные признаки обнаруженных растений дают основания для описания нового гибридного вида *Rhamnus*. Ниже приводится описание этого нотовида и его сравнение с близкими видами — *R. erythroxylon* и *R. davurica*, от гибридизации между которыми он, по-видимому, происходит.

Rhamnus × pissjaukovae O. A. Popova sp. nov.

Arbor 3—5 m alt. Cortex pullus, in ramulis juvenilibus atro-cerasinus, nitidus. Rami spinis saepe acutis finiunt. Folia opposita, 7.5—10 cm lg., 1.5—2 cm lt., in ramulis abbreviatis fasciculata, supra viridia, subtus lucidula, nervis pilosa; laminae lanceolatae, basi cuneatae, apice acutiusculae; margine acute serrulatae, breviciliataes, spice, nervis lateralibus non convergentibus, 4—6 jugis notabilibus. Flores in fasciculis axillaribus 4—8, pedicellis ad 10 mm lg. Fructus maturi nigri, sphaerocarpi, 5—7 mm in diam., dipyreni. Semina elliptica, arcta, fissura lateralis recta.

Typus: Rossia, Prov. Czita, Regio Krasnochikojskij, in vicinitate pagi Ust-Urluk, ripa dextra fluminis Czikoj, basis declivi in dumetis *Ulmus pumila* L., 4 VIII 2005, N 1, O. Popova (LE).

Affinitas: Species hybrida inter *Rhamnus davurica* et *R. erythroxylon* est. A speciebus *R. davurica* et *R. erythroxylon R.* × *pissjaukovae* forma et latitudine folii bene differt: a *R. davurica* foliis lanceolatis ad 2 cm lt., apice acutiusculis, non latis, ad 7 cm lt., ellipticis, apice micronatis. *R. erythroxylon* differt a specie nova foliis minoribus, 2—9 mm lt., angustis linearibus lanceolatis, apice acuminatis. Species nova et *R. davurica* fructibus nigris dipyrenis et foliis margine breviciliatis similes sunt, a specie *R. davurica*, *R.* × *pissjaukovae* corticibus ramosum senectorum pullis, juvenilium atro-cerasinis, spinis differt (non ramis brunneolis, gemmis). *R.* × *pissjaukovae* et *R. erythroxylon* similes, quod stolones curt; spinis acribus finiunt; cortex ramorum senectorum pullus, juvenilium atrocerasinus, nitidus est. *R.* × *pissjaukovae* arbore fructibus dipyrenis, *R. erythroxylon* fruticeto fructibus tripyrenis differt.

Distributio: Species loco dicto nota est.

Species in memoriam professoris botanicae V. V. Pissjaukovae nominatur.

Дерево 3—5 м выс. Кора темно-серая, на молодых побегах темно-вишневая, блестящая. Ветви обычно оканчиваются острыми колючками. Листья супротивные, на укороченных побегах сближены в пучки, сверху зеленые, снизу более светлые, по жилкам волосистые, 7.5—10 см дл., 1.5—2 см шир.; пластинки их ланцетные, с клиновидным основанием, на верхушке островатые; край листа мелко-остропильчатый, короткореснитчатый, с 4—6 парами хорошо заметных на верхушке не сходящихся боковых жилок. Цветки в пазушных пучках по 4—8 на цветоножках до 10 мм дл. Зрелые плоды черные, шаровидные, 5—7 мм в диам., двукосточковые. Семена эллиптические, уплощенные, с прямой боковой щелью.

Тип: Россия, Читинская обл., Красночикойский р-н, окр. с. Усть-Урлук, правый берег р. Чикой, подножие степного склона в зарослях из *Ulmus pumila* L., 4 VIII 2005, N 1, O. A. Popova (LE).

Родство: Гибридный вид, возникший в результате скрещивания *R. davurica* и *R. erythroxylon*. От *R. davurica* и *R. erythroxylon R.* × *pissjaukovae* хорошо отличается по форме и ширине листа: у *R. davurica* листья широкие, до 7 см шир., эллиптические, на верхушке суженные в короткое остроконечие, у *R.* × *pissjaukovae* листья до 2 см шир., ланцетные на верхушке островатые, а у *R. erythroxylon* листья 2—9 мм шир., более мелкие и узкие, линейно-ланцетные, на верхушке заостренные. Новый вид и *R. davurica* сближает общая жизненная форма, наличие черных двукосточковых плодов и листьев с короткореснитчатым краем; виды отличаются тем, что у *R. davurica* кора веток коричнево-серая, и они обычно оканчиваются почками, а не колючками, как у *R.* × *pissjaukovae*, ветки которого имеют темно-серую, а молодые побеги темно-вишневую кору. *R.* × *pissjaukovae* и *R. erythroxylon* похожи тем, что их укороченные побеги оканчиваются острыми колючками, кора старых веток темно-серая, а молодых — темно-вишневая, блестящая. *R.* × *pissjaukovae* и

R. erythroxylon отличаются тем, что первый является деревом с двукосточковыми плодами, а второй — ветвистым кустарником с трехкосточковыми плодами.

Распространение: вид известен только из типового местонахождения.

Вид назван в память профессора ботаники В. В. Письяуковой.

В настоящее время новый вид *R.* × *pissjaukovae* известен только из «locus classicus». Его популяция (по подсчетам летом 2005 г., около 30 деревьев) занимает участок около 1000 м^2 у подножия степного склона в зарослях *Ulmus pumila*. Популяция *R.* × *pissjaukovae* находится в хорошем состоянии, растения обильно цветут, образуют зрелые плоды. Однако хозяйственная деятельность человека (выпас животных, весенние палы, рубка деревьев) может привести к гибели популяции *R.* × *pissjaukovae*. Необходимо срочно принять меры по ее охране и поиску новых местонахождений этого вида. Возможно, новые популяции *R.* × *pissjaukovae* будут обнаружены в других районах Читинской обл. или на соседних с ней территориях Бурятии и Монголии.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность коллегам — сотрудникам кафедры ботаники Забайкальского государственного гуманитарно-педагогического университета им. Н. Г. Чернышевского и Н. К. Кирилловой, жительнице Красночикойского р-на за неоценимую помощь в организации и проведении полевых исследований. Автор признателен Ц. Д. Дылыковой за перевод описания нового вида на латинский язык.

Работа выполнена при финансовой поддержке федеральной целевой программы «Интеграция науки и высшего образования России» (государственный контракт Э/3004) и Забайкальского государственного гуманитарно-педагогического университета им. Н. Г. Чернышевского.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К. С. Rhamnus L. — Жестер // Флора Сибири. *Geraniaceae* — *Cornaceae*. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 63—65.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 2-е изд. перераб. и доп. Новосибирск, 2002. 340 с.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири. (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 364 с.

Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

Попова О. А., Кириллова Н. К., Андриевская Е. А. Флористические находки в Читинской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 121—123.

Попова О. А. Rhamnus erythroxylon Pallas и *Rhamnus davurica* Pallas (*Rhamnaceae*) — редкие ранневетущие растения Восточного Забайкалья // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Улан-Удэ, 7—10 сентября 2004 г.). Ч. 1. Улан-Удэ, 2004. С. 84—85.

SUMMARY

A new hybrid species *Rhamnus* × *pissjaukovae* (*Rhamnaceae*) is described from the Chita Region. It has resulted from cross-breeding of *R. erythroxylon* Pallas to *R. davurica* Pallas.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 502.75 : 58.006

© Г. А. Фирсов, В. В. Бялт, С. С. Гришин

РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ НИЖНЕХОПЁРСКОГО ПРИРОДНОГО ПАРКА (ВОЛГОГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

G. A. FIRSOV, V. V. BYALT, S. S. GRISHIN.
RARE PLANTS OF THE NIZHNEKHOPERSKY NATURAL PARK
(THE VOLGOGRAD REGION)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gennady_firsov@mail.ru, byalt66@mail.ru
Поступила 19.05.2006

По результатам предварительного флористического обследования Нижнехопёрского природного парка обсуждаются особенности его природных ландшафтов, флоры и растительности. Рассмотрены состав редких видов и перспективы их охраны на данной территории.

Ключевые слова: флора, охрана природы, редкие растения, Красная книга, Нижнехопёрский природный парк (НХПП), Волгоградская обл.

Начиная с 1996 г. авторы участвуют во флористическом обследовании территории нижнего течения р. Хопёр на северо-западе Волгоградской обл. (Фирсов, 2000). В настоящее время эта территория вошла в состав созданного в 2003 г. Нижнехопёрского природного парка (НХПП) (Нижнехопёрский..., 2004).

Он располагается в северо-западной части Волгоградской обл. на территории Кумылженского, Алексеевского и Нехаевского районов. Его общая площадь 231 206 га, максимальная протяженность 113 км с севера на юг и 55.2 км с востока на запад.

Территория НХПП относится к зоне настоящих, разнотравно-дерновиннозлаковых; равнинных, причерноморских и восточнопричерноморских, гемипсаммофитных и псаммофитных степей. Вдоль рек представлена пойменная неморальная растительность широколиственных и мелколиственных лесов (Грибова, Нейхесл, 1989). Отдельно выделяются луговая растительность пойм и петрофитная растительность меловых обнажений вдоль правого берега Хопра. Лесистость около 12 %, что намного больше, чем в среднем по Волгоградской обл. (3.7 %). Главные лесные массивы представлены в долинах рек, где вдоль русел на лугово-аллювиальных почвах формируются ленточные леса. Есть также нагорные и байрочные дубравы, имеющие большое значение для местных жителей, а также для сохранения редких видов растений. Среди них особо выделяется «Шакинская дубрава» (или «Дуброва»), занимающая площадь около 6500 га в западной части Кумылженского р-на (Пономарева и др., 2004) и уходящая в Ростовскую обл. Вдоль р. Дон проходит государственная лесная полоса Воронеж—Ростов, а по водоразделу рек Хопер и Медведица — государственная лесная полоса Пенза—Каменск.

Деятельность местных жителей и сельхозпредприятий района имеет прямое отношение к сохранности как редких видов растений, так и целых ландшафтов.

До конца XX в. вопросам сохранения биоразнообразия дикорастущей флоры не уделялось достаточного внимания. Интересы местных жителей были подчинены в основном повышению эффективности сельскохозяйственного производства, часто в ущерб природе.

Исследования по выявлению редких растений проводились вначале в южной части парка, на территории Кумылженского р-на. Позднее была обследована часть Алексеевского и Нехаевского районов. В июне—июле 2005 г. сделаны сборы в низовьях р. Бузулук в окрестностях станицы Алексеевской, хуторов Бабинский, Шубинский, Яминский и Ольховский Алексеевского р-на, а в августе того же года — на территории Нехаевского р-на, у станиц Луковская и Упорниковская. В апреле 2006 г. была исследована весенняя флора в ряде пунктов Нехаевского р-на. В ходе флористических работ был собран гербарий из 6000 листов. По результатам изучения всех доступных материалов (включая литературные данные и Гербарий Главного ботанического сада РАН (МНА) в Москве, составлен предварительный список видов сосудистых растений НХПП, который включает более чем 1300 дикорастущих и широко культивируемых видов.

В список редких видов флоры Нижнехопёрского природного парка мы включили 241 вид. В обязательном порядке к таковым отнесены, прежде всего, виды «Красных книг» РСФСР (1988), РФ (Приказ..., 2005) и Волгоградской обл. (Доклад..., 2005). Учтены данные предыдущего издания Красной книги Волгоградской обл. (Красная..., 1992). В «Красную книгу» Российской Федерации входят 33 вида флоры НХПП, что составляет 6.5 % от всех редких растений России (514 видов сосудистых растений). Такая высокая цифра свидетельствует о высокой концентрации здесь редких видов. Один вид — *Orchis palustris* Jacq. — относится к категории 1 (E). Численность особей видов данной категории уменьшилась в стране до критического уровня, что может привести к их полному вымиранию. Единственное местонахождение *Orchis palustris* из нескольких особей было обнаружено в Кумылженском р-не в июне 2000 г. в окрестностях ст. Кумылженской В. А. Сагалаевым и С. С. Гришиным. Несколько более часто это растение встречается в Алексеевском р-не. Оно приводится (Сагалаев и др., 2004а, б) для сырого солонцеватого луга на юго-восточном берегу оз. Цаплино у станицы Алексеевской. По данным Сагалаева, растение произрастало здесь в массовых количествах. Кроме того, оно собиралось и в 6 км юго-восточнее — на окраине болота Моховое между хуторами Чичеринский и Ларинский Алексеевского р-на.

13 редких видов отнесены к категории 2 (V): *Allium regelianum* A. Beck., *Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess., *Astragalus tanaiticus* C. Koch, *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronow, *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng., *Caulinia flexilis* Willd., *Iris aphylla* L., *Elytrigia stipifolia* (Czern ex Nevsky) Nevsky, *Lepidium meyeri* Claus, *Paeonia tenuifolia* L., *Tulipa schrenkii* Regel, *Orchis coriophora* L.

17 видов, редких для флоры России, относятся к категории 3 (R). Это: *Artemisia salsoloides* Willd., *Cotoneaster alaunicus* Golits., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *H. cretaceum* Fisch., *H. ucrainicum* Kaschm., *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Iris pumila* L., *Matthiola fragrans* Bunge, *Paeonia tenuifolia* L., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Scrophularia cretacea* Fisch. ex Spreng., *Silene hellmannii* Claus (*Otites hellmannii*), *S. cretacea* Fisch. ex Spreng., *Orchis militaris* L., *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. pennata* L., *S. pulcherrima* C. Koch.

Ceratophyllum tanaiticus Sapjeg., который ранее (Красная..., 1988) был отнесен к малоизученным видам с неопределенным статусом, после детального изучения был исключен из списка охраняемых видов (Приказ..., 2005). Однако на территории Волгоградской обл. и НХПП он является достаточно редким (Доклад..., 2005).

Популяция *Bellevalia sarmatica*, найденная нами в 1999 г. в Кумылженском р-не, правобережье р. Хопёр, в бараке Долгий, в 4—5 км от станицы Слащевской, представляет собой новое и одно из самых северных местонахождений этого вида (Фирсов, Баранова, 2002). Длительный цикл развития растений из семян, их уязвимость при потере ассимилирующих органов и отсутствие вегетативного размножения объясняют причины сокращения численности этого вида. Для сохранения бельвалии в НХПП необходим особый режим землепользования в том месте, где она растет. Это связано с особенностями биологии данного растения. Дело в том, что в ее луковицах пазушные почки не закладываются и луковицы-детки не формируются. При скашивании листьев луковицы истощаются и погибают. Необходимо, чтобы весь выдел попал в зону особо охраняемой территории НХПП, где хозяйственная деятельность исключается совсем (в том числе сенокошение).

Clematis orientalis L. был найден Г. А. Фирсовым в августе 2000 г. на меловых обнажениях правого берега р. Хопёр у хутора Пустовский, в количестве всего 52 особей. Крошечная изолированная популяция имеет «ленточный» характер и тянется узкой полосой (20—25 м), 200 м дл. вдоль меловых гор. Место находится почти на 1000 км к северу от основного ареала и представляет собой самую северную точку в европейской части ареала данного вида (Фирсов, 2002). Ломонос восточный, хотя и не входит в Красную книгу Волгоградской обл., относится к самым редким видам области.

Очень редким на территории НХПП является лук регелевский (*Allium regelianum*). Характеристика его биологии, условий обитания и факторов угрозы на данной территории дана в статье Г. А. Фирсова и М. В. Барановой (1997). С тех пор было найдено еще несколько мест произрастания этого редкого вида, почти все они находятся на правобережье р. Хопра и очень малочисленны. В Гербарии Главного ботанического сада РАН хранится также образец этого вида из Алексеевского р-на: «правый берег р. Бузулук, 6—12 км выше ст. Алексеевской, 26—27 VI 1982, А. К. Скворцов, Ю. Майтулина, Л. Крамаренко, С. Румянцев, В. Сагалаев (MHA!)».

Представители рода *Rosa* не включены в Красные книги РФ и Волгоградской обл. (Приказ..., 2005; Доклад..., 2005), но среди них тоже встречается немало редких видов. Специальное исследование, посвященное видам этого рода, показало, что на территории НХПП за период 1996—2002 гг. выявлено 12 видов шиповников, при этом 6 видов являются новыми для Волгоградской обл. (Бузунова, Фирсов, Гришин, 2002). Из них *Rosa pygmaea* Bieb. не была отмечена во «Флоре нижнего Дона» (1984). *Rosa microdenia* Mironova ранее была известна только из Ростовской обл. Обнаруженные Г. А. Фирсовым образцы на меловых горах у станицы Букановской собраны на самом северном пределе ареала этого вида.

В ходе обследования флоры в парке выявлено 17 видов рода *Veronica*. Найден редкий для России европейский степной вид *Veronica barrelieri* Schott, который здесь находится на северо-восточной границе своего распространения. *V. vindobonensis* (M. A. Fisch.) M. A. Fisch. и *V. triphyllos* L. ранее не приводились для низовьев Хопра. Вероятно, в этом районе проходят восточная и северо-восточная границы ареалов некоторых европейских видов вероник (Фирсов, Асеева, 2003).

Известные нам местонахождения *Paeonia tenuifolia* L. в Кумылженском р-не были уничтожены местным населением еще до организации НХПП. Пока этот пеон достоверно найден на сопредельной территории Алексеевского р-на. Однако около 20 особей было реинтродуцировано Г. А. Фирсовым и С. С. Гришиным в Титкином бараке в Захопёрье.

Из других видов «Красной книги» РФ может быть указан, например, *Lepidium meyeri* Claus, который был найден В. А. Сагалаевым и Е. Кантемировой (Сагалаев и др., 2004б) на меловых обнажениях по р. Акишевке у хутора Денисовского Нехаевского р-на севернее станицы Усть-Бузулукской. По данным Федяевой (2004), он обычен на Донской меловой гряде, но на Хопре его ранее не находили.

Из 156 видов растений, отмеченных в официальном списке редких растений Волгоградской обл. (Доклад..., 2005), только в Кумылженском р-не найдено 48 (или 30.8 % от всех редких видов): *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult., *Limonium bungei* (Claus) Gamajun., *Gladiolus tenuis* Bieb., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Spiraea litvinowii* Dobrocz., *Koelleria talievii* Lavr. и др., при этом территория района составляет менее 3 % площади области (Воробьев, 1997). В целом на территории НХПП выявлен 71 вид редких растений области (т. е. около 45.5 %). Это еще раз подтверждает, что Нижнехопёрский природный парк очень богат редкими видами природной флоры.

Высокая концентрация видов, подлежащих охране на федеральном уровне и находящихся в России под угрозой исчезновения сейчас и особенно в обозримом будущем, свидетельствует о правильности выбора при создании здесь природного парка. Однако известно, что ценность всякого заповедника определяется не только и не столько присутствием на его территории занесенных в «Красные книги» видов, сколько богатством его видами конкретного природного района и количеством видов, находящихся здесь на границах своих ареалов (Цвелёв, 1988). В Кумылженском р-не этот постулат подтверждается вне всякого сомнения. В Хопёрско-Медведицком междуречье, как раз в Кумылженском р-не, по Дону, Хопру и Медведице проходят южные и юго-восточные границы ареалов ряда европейских видов. За Медведицей южные черноземы сменяются каштановыми почвами, выпадает меньшее количество осадков, наблюдается резкая аридизация климата, сильно падает лесистость и исчезают или становятся гораздо более редкими ряд лесных видов и представителей северных степей.

К редким видам флоры низовьев р. Хопёр можно отнести такие эндемичные виды южной России и прилегающих территорий Украины и Казахстана, как *Anchusa popovii* (Gusul.) Dobrocz., *Erysimum cretaceum* (Rupr.) Schmalh., *Koeleria talievii* Lavr., *Matthiola fragrans* Bunge. Среди них есть и относительно широко распространенные виды, но встречающиеся очень спорадически (*Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult., *Ceratophyllum submersum* L.), а также просто редкие (хотя и не включенные в официальные списки подлежащих охране растений): *Otites media* (Litw.) Klok., *Orobanche alba* Steph., *Oberna czerei* (Baumg.) Ikonn. и др. Некоторые из видов являются обычными на значительной части европейской территории России, особенно в лесной зоне. Но в Нижнехопёрском парке они находятся на южной границе ареала и их также можно отнести к редким видам — *Veratrum lobelianum* Bernh., *Archangelica officinalis* Hoffm., *Comarum palustre* L., *Calla palustris* L., *Corylus avellana* L., *Cocciganthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. и даже *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Ряд видов имеет здесь северную (*Bellevalia sarmatica*, *Clematis orientalis* L.), северо- западную (*Dianthus rigida* Bieb.) и восточную границу ареала (*Allium scorodoprasum* L.). Выявлены виды разнообразных жизненных форм среди древесных растений, включая деревья разных групп роста, высокие и низкорослые кустарники, полукустарники, кустарнички, полукустарнички и даже лианы (*Clematis orientalis*). Встречаемость некоторых относительно редких для европейской территории видов здесь относительно высокая (*Adonis wolgensis*, *Stipa lessingiana*, *Fritillaria ruthenica* и др.), что связано с низкой антропогенной нагрузкой на территории Прихопёрья по сравнению с другими регионами Европейской России. Это свидетельствует о богатстве сохранившейся флоры региона, где высокая концентрация редких видов сочетается с достаточно высокой численностью ряда из них.

Исключительное значение имеют виды целинных степей, которые обычно при распахивании исчезают бесследно: *Bellevalia sarmatica*, *Tulipa gesneriana*, *Astragalus cornutus* Pall., *A. albicaulis* DC., *Centaurea ruthenica* Lam., *Ephedra distachya* L., *Stipa anomala* P. Smirn., *Ornithogalum kochii* Parl., *Scorzonera mollis* Bieb. и др.

В пределах НХПП целый ряд «краснокнижных» и просто редких видов встречаются только на меловых обнажениях: *Artemisia salsoloides* Willd., *Atraphaxis frutescens* (L.) Eversm., *Erysimum cretaceum*, *Hyssopus cretaceus*, *Matthiola fragrans*, *Oberna cserei*, *Pimpinella titanophila* Woron., *Scrophularia cretacea*, *Silene cretacea*, *Gypsophila altissima* L., *Salsola tamariscina* Pall., *Linaria cretacea*, *Linum ucranicum* и др. Это виды с узким ареалом, как правило, древние и реликтовые по происхождению. Меловые растения растут на данной территории только в специфических условиях меловых обнажений, в других местах не выдерживая конкуренции с другими видами зональной растительности.

Особенно актуально сохранение псаммофильных растений в связи с тотальным искусственным облесением песков сосной обыкновенной. Это достаточно большая и интересная группа видов, произрастающих на бугристых голых и полузаросших песках: *Thymus pallasiana* H. Br., *Asperula graveolens* Bieb. ex Schult. et Schult. fil., *Dianthus squarrosus* Bieb., *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb., *J. polyclonos* (L.) DC., *Linaria dolichoceras* Kuprian., *Otites media* и др. Все они светолюбивые растения, произрастающие в очень специфических экологических условиях подвижных и зарастающих песков, обычно исчезающие при появлении искусственных лесов.

Весьма интересны и богаты относительно редкими видами солонцеватые луга по берегам некоторых озер. Здесь представлен целый комплекс галофильных видов, более обычных в южных и аридных районах области, но редких в НХПП: *Cyperus glomeratus* L., *Dichostylis micheliana* (L.) Nees, *Mariscus hamulosus* (Bieb.) Hooper, *Pycreus flavescens* (L.) Reichenb, *Scirpus supinus* L., *Juncus tenageia* Ehrh. ex L. f., *Crypsis schoenoides* (L.) Lam., *Chenopodium botryodes* Sm., *Halimione pedunculata* (L.) Aell., *Suaeda prostrata* Pall. и многие другие.

Среди растений пойменных лугов, являющихся азональным типом растительности, гораздо больше широко распространенных видов и меньше редких. Среди последних можно назвать *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. fil., *Serratula coronata* L. и др. При этом, по нашим наблюдениям, *Fritillaria meleagroides* гораздо более редкий вид в НХПП, чем внесенная в красные книги *F. ruthenica*.

Из редких водных видов можно отметить *Trapa natans L.* — в Волгоградской обл. он встречается лишь в некоторых озерах бассейна р. Дон; кроме того, *Nymphaea alba* L., *N. candida* C. Presl., *Ceratophyllum submersum*, *C. tanaiticus*, *Potamogeton compressus*, *P. obtusiolius* Mert. et Koch — оба вида рдеста относятся к наиболее редким видам Волгоградской обл. (Красная..., 1992, Доклад..., 2005). Много редких и интересных видов встречается в небольших реликтовых озерцах вдоль надпойменной песчаной террасы р. Кумылга, на что обращал внимание еще В. П. Дробов (1906). Местонахождение *Lycopodiella inundata* (L.) Holub на берегу озерца возле урочища Березники, в окрестностях станицы Кумылженской является очень интересным для Волгоградской обл. Здесь же в разное время были найдены *Radiola linoides* L., *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Gnaphalium luteo-album* L., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze и др. Необходимо сказать, что *Nymphoides peltata* был найден в 1906 г. (Дробов, 1906) в пойменных озерках в окр. хутора Черновский, но с тех пор его не находили. Возможно, он уже вымер на данной территории, хотя изредка встречается в пойме Дона в Ростовской обл. (Федяева, 2004).

Крайне необычны для этих засушливых и жарких мест северные влаголюбивые папоротники: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *D. filix-mas* (L.) Schott., *D. cristata* (L.) A. Gray, *Thelypteris palustris* Schott, изредка встречающиеся в пойменных и нагорных лесах, у родников и ручьев, в ендовах, по лесным оврагам и в ольшаниках. Недавно была сделана уникальная находка необычного для равнинных территорий папоротника — *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. (Сагалаев и др., 2004б) на северо-западных окраинах НХПП. Этот скальный папоротник произрастает в трещинах песчаниковых обнажений в верховьях балки системы р. Тишанки западнее хутора Авраамовского Нехаевского р-на. Ближайшие известные местонахождения вида находятся на скалах в Ростовской обл. (Обидина, 1984). На территории парка вид пока не найден, но может быть обнаружен в будущем при поиске в сходных условиях.

Из других редких лесных и опушечных растений здесь представлены *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Anemone sylvestris* L., *Rubia tatarica* (Trev.) F. Schmidt, *Symphytum tauricum* Willd., *Asarum europaeum* L., *Campanula cervicaria* L., *C. altaica* Ledeb., *C. rapunculus* L. и др.

Очень важны для сохранения биоразнообразия участки черноольшаникового леса в разных местах природного парка. Они занимают притеррасные участки поймы, подтопляемые выходящими из-под песчаной надпойменной террасы грунтовыми водами. Здесь — специфические экологические условия и особый набор растений, включая многие неморальные виды растений: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Scilla sibirica* Haw., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *C. marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers., *Veratrum lobelianum* и др.

Общее богатство флоры низовьев Хопра и сохранность редких видов обусловлены историческими причинами, относительно высокой лесистостью территории с разными типами сохранившихся нагорных и пойменных лесов, наличием участков целинных степей, заливных лугов, песков, меловых обнажений, солонцов и разнообразных водоемов. Этому же способствовали высокая густота речной сети, изрезанность рельефа многочисленными балками и оврагами, разные почвы и высоты, склоны различной экспозиции. Безусловное влияние оказали относительно малая плотность населения, удаленность от крупных индустриальных центров и неразвитость транспортных путей сообщения (дороги с твердым покрытием появились совсем недавно).

По составу флоры и растительности, сохранившимся первичным ландшафтам, а также набору редких видов растений территория низовьев р. Хопёр и Хопёрско-Медведицкого междуречья является уникальным объектом для охраны и дальнейшего научного изучения.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Н. Н. Цвелёву за помощь в определении растений, ценные советы и замечания. Также авторы выражают благодарность за советы и помощь в определении отдельных систематических групп растений Р. В. Камелину, Т. В. Егоровой, В. А. Сагалаеву, Л. А. Асеевой, М. В. Барановой, И. О. Бузуновой, В. М. Виноградовой, Д. В. Гельтману, В. И. Дорофееву, Г. Ю. Конечной, А. А. Коробкову, М. Л. Кузьминой, И. Г. Левичеву, А. Н. Луферову, В. В. Никитину, Ю. Р. Роскову, А. Н. Сенникову, А. П. Серегину, И. В. Соколовой, А. Сухорукову, А. К. Сытину, О. В. Черневой. Кроме того, мы благодарны за помощь при проведении экспедиций директору НХПП Т. Г. Пономаревой и сотрудникам парка.

Работа проводилась при поддержке грантов Fauna and Flora International (проект 99/50/1) и Rufford Small Grant (проект 41.01.05).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузунова И. О., Фирсов Г. А., Гришин С. С. Виды рода *Rosa* (*Rosaceae*) в низовьях реки Хопёр // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 52—56.

Воробьев А. В. (ред.) Земельные ресурсы Волгоградской области. Волгоград; Станица-2, 1997. 131 с.

Доклад о состоянии окружающей среды Волгоградской области в 2004 году. Волгоград, 2005. 196 с.

Дробов В. П. Краткий очерк растительности южной части Хопёрского округа Донской области // Отд. отт.: Бот. журн. 1906. Т. 1. № 1. 20 с.

Красная книга: Редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской области / Брылев В. А. (сост.). Волгоград: Изд. отд. Волгоградинформпечати, 1992. 148 с.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 590 с.

Нижнехопёрский природный парк / Сост. Т. И. Пономарева, В. А. Сагалаев, Л. Ящерицына. Волгоград, 2004. 21 с.

Обидина Е. Ф. Семейство Aspidiaceae Mett. ex Frank — Костенцовые // Флора Нижнего Дона: Определитель. Ростов-на-Дону, 1984. Ч. 1. С. 34.

Приказ № 289 «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)»: «Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)». М., 25 октября 2005 г.

Сагалаев В. А., Скворцов А. К., Анфимова М. В. и др. Редкие и интересные виды во флоре Нижнехопёрского природного парка // Поволж. Экол. вестн. Волгоград, 2004а. Вып. 10. С. 46—52.

Сагалаев В. А., Скворцов А. К., Балюк Т. В. и др. К флоре Волгоградского Прихопёрского и Нижнехопёрского природного парка // Изв. ВолГПУ. Сер. естеств. и физ.-мат. науки, 2004б. № 4 (09). С. 77—85.

Федяева В. В. Травянистая флора сосудистых растений // Флора, фауна и микобиота государственного музея-заповедника М. А. Шолохова. Вешенская, 2004. С. 24—74.

Фирсов Г. А., Баранова М. В. Новые находки *Allium regelianum* (*Alliaceae*) в Волгоградской области // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 109—113.

Фирсов Г. А. Некоторые редкие виды растений р. Хопра // Тез. докл. Междунар. конф. «Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии». СПб., 2000. С. 101—102.

Фирсов Г. А., Баранова М. В. О новой находке редкого исчезающего вида *Bellevalia sarmatica* (*Hyacinthaceae*) и его биологии // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 140—145.

Фирсов Г. А. Находки *Clematis orientalis* (*Ranunculaceae*) в Волгоградской области // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 109—112.

Фирсов Г. А., Асеева Л. А. Род *Veronica* (*Scrophulariaceae*) в низовьях реки Хопёр (Волгоградская область) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 81—83.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 192 с.

SUMMARY

On the base of preliminary floristic invistigation of the Nizhnekhopersky Natural Park, the peculiarities of its natural landscapes, flora and vegetation are disscused. The structure of rare species and perspectives of their protection on the territory under study are considered.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 639.294

© Т. В. Шапошникова

О КОЛЛЕКЦИИ ВОДОРОСЛЕЙ ТИХООКЕАНСКОГО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОГО ЦЕНТРА (ТИНРО-ЦЕНТР)

T. V. SHAPOSHNIKOVA. ON THE COLLECTION OF ALGAE KEPT IN THE HERBARIUM OF PACIFIC RESEARCH FISHERIES CENTRE (TINRO-CENTRE)

ФГУП Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр
690950 Владивосток, ГСП, пер. Шевченко, 4
Факс (8-4232) 300751
E-mail: tinro@tinro.ru

Поступила 26.04.2006
Окончательный вариант получен 26.09.2006

Проведенная инвентаризация Гербария водорослей ТИНРО-центра позволила объединить коллекции в разделы и составить их каталог. Раздел «Исторические коллекции» насчитывает 3278 гербарных листов 200 видов водорослей и морских трав, собранных в научных экспедициях в основном с 1925 по 1957 г. (наиболее ранние образцы относятся к 1908—1909 гг.) и 145 гербарных листов японских коллекций 1895—1935 гг., содержащих 70 видов водорослей Сахалина, Курильских островов и о-в Кюсю.

Ключевые слова: гербарий, водоросли, ТИНРО-центр, Дальний Восток.

Первые образцы водорослей, имеющиеся в Гербарии Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (ТИНРО-центр, Владивосток), относятся ко времени экспедиции Ф. П. Рябушинского, проведенной у побережья Камчатки в 1908—1909 гг. Целенаправленное формирование коллекции водорослей началось с 1925 г. при участии И. Г. Закса и А. В. Кузнецова на основе материалов научных экспедиций в заливе Петра Великого, организованных тогда еще Тихоокеанской научно-промысловой станцией (ТОНС). Систематические сборы водорослей начали осуществляться с организацией морской биологической станции на юге Приморья в районе о-ва Петрова. Наиболее многочисленные сборы были сделаны на материковом побережье от мыса Поворотного до мыса Золотого Г. И. Гайлом и И. П. Заксом (1926—1929 гг.), А. Г. Кузнецовым (1926—1927 гг.), Е. А. Кардаковой (1934—1940 гг.), сотрудником Ботанического института АН СССР (БИН) Е. С. Зиновой в 1931 г., а также рыбаками, ведущими промысел, и любителями-натуралистами.

В Охотском море коллекции водорослей собирали И. П. Закс, А. Г. Кузнецов, А. П. Введенский, Н. П. Дулькейт, И. С. Конгиссер, И. И. Трейман, А. И. Разин, В. Б. Розов и др. (1927—1937 гг.), у побережья Курильских островов и Сахалина — Г. И. Гайл, М. А. Манер и др., на Камчатке — гидробиологи морской станции Гидрологического института. У Командорских островов в 1928—1932 гг. коллекции водорослей собирала Кардакова (Кардакова, 1938). Кроме того, в гербарии хранится коллекция микроскопических зеленых водорослей, собранных ею у Командорских островов.

Около 1500 листов из сборов И. Г. Закса и А. В. Кузнецова 1925—1926 гг. были переданы в Калифорнию профессору J. F. Papenfuss, а затем в Японию в лабораторию профессора Yamada, где коллекции водорослей были обработаны и опубликованы (Funahashi, 1966). Часть образцов была передана в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург) (LE). На их основе Е. С. Зинова опубликовала серию работ по водорослям Японского моря, Шантарских островов, Камчатки, Командорских островов, Берингова пролива (Зинова, 1928—1930, 1933, 1938, 1940а, б).

После Великой Отечественной войны исследования водорослей дальневосточных морей продолжились рядом научных экспедиций. На побережье Японского моря сборы проводили: в 1946—1957 гг. Е. А. Кардакова, М. А. Гурьева, А. П. Введенский и др., в 1949—1955 гг. Т. Ф. Щапова, А. Д. Зинова, у берегов Сахалина в 1946—1956 гг. Г. И. Гайл, М. А. Манер, М. А. Гурьева, С. А. Шурин и др., на Курильских островах в 1949—1957 гг. Е. Ф. Гурьянова с учениками. Большинство гербарных коллекций этого периода переданы на хранение в другие институты.

Коллекции водорослей, собранные в дальневосточных морях в период с 1925 по 1957 гг., составляют раздел Гербария «Исторические коллекции». До середины 1960-х годов коллекции находились в фондах Морского музея, бережно опекаемые его заведующим Е. А. Кардаковой. После образования лаборатории водорослей исторические коллекции переданы в нее в качестве научно-вспомогательного фонда.

Коллекции насчитывают 3278 гербарных листов (Японское море — 2207, материковое побережье Охотского моря, Шантарские, Курильские острова, юго-восточный Сахалин — 529, Берингово море, юго-восточная Камчатка — 542).

Зеленые водоросли представлены 21 семейством, 62 видами; бурые водоросли — 12 семействами, 30 видами; красные водоросли — 29 семействами, 105 видами; морские травы — 1 семейством, 3 видами.

Водоросли Японского моря (российское материковое побережье, западный Сахалин) представлены в коллекции 193 видами (30 — зеленых, 58 — бурых, 105 — красных), Охотское море (материковое побережье, Шантарские острова, Курильские острова, восточный Сахалин) — 172 видами (26 — зеленых, 44 — бурых, 102 — красных), Берингово море и юго-восточная Камчатка — 143 видами (16 — зеленых, 32 — бурых, 95 — красных).

В коллекции подробно представлен порядок ламинариевых (Гайл, 1936), содержащий 5 семейств, 14 родов, 31 вид.

Видовые названия в каталоге коллекций даны по первому определению в соответствии с этикеткой. Курировали обработку гербарных материалов Е. А. Кардакова, Е. С. Зинова, в настоящее время — М. В. Суховеева, В. Н. Кулепанова (рис. 1). В коллекции хранятся листы с определениями Е. А. Кардаковой, Е. С. Зиновой, Г. И. Гайла, а также гербарные листы, оформленные рисунками Гайла. Определениями видов водорослей в разные годы занимались Л. П. Перестенко, Ю. Е. Петров, Н. Г. Клочкова, И. С. Гусарова, Л. Г. Паймеева и др.

В разделе «Исторические коллекции» хранятся также рабочие дневники, рукописи Кардаковой, Гайла, карты зарослей промысловых водорослей, составленные Гайлом в 1920-х годах (рис. 2), автографы ботаников и другие раритетные материалы. Создается галерея фотопортретов.

В разделе «Исторические коллекции» хранятся и сборы водорослей японских альгологов 1895—1935 гг. на побережье о-ва Сахалина, Курильских островов, о-ва Кюсю (залив Беппу, Японское море), переданные в ТИНРО-центр из фондов

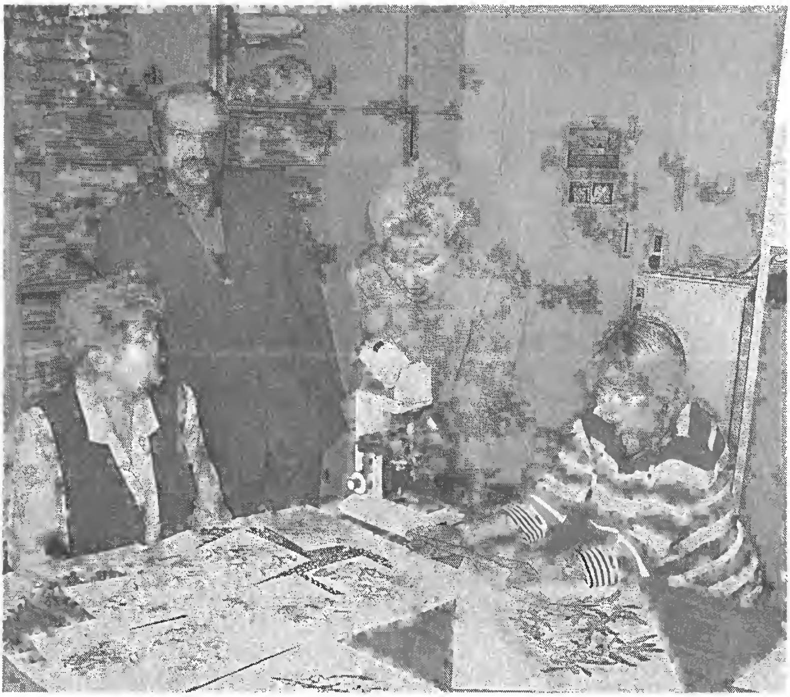


Рис. 1. Лаборатория водорослей.

Слева направо: М. В. Суховеева, В. Н. Кулепанов (зав. лабораторией), И. А. Бадыкина, Т. В. Шапошникова.

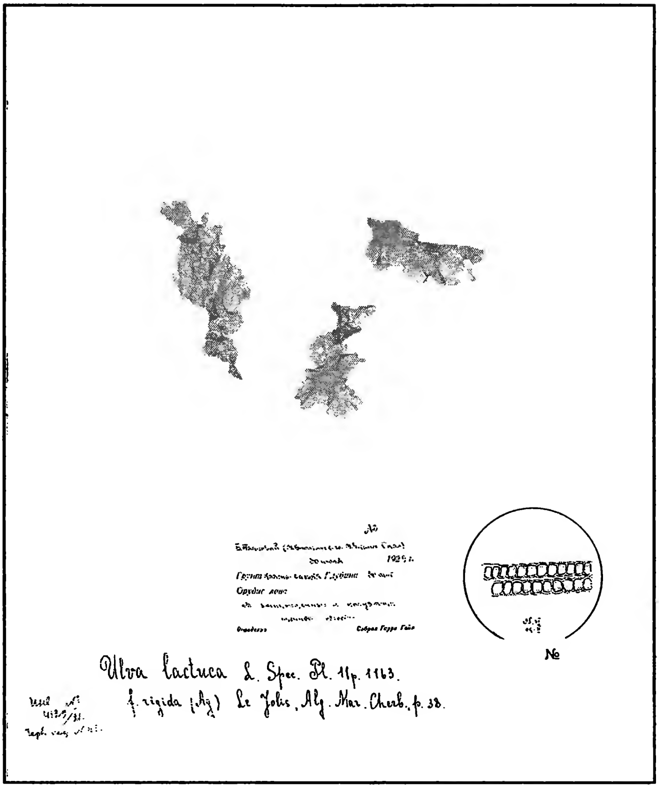

№
Ulva lactuca L. Spec. Pl. II p. 1163.
f. rigida (Ag.) Le Jolis, Alg. Mar. Cherb. p. 38.

Рис. 2. Образец *Ulva lactuca* с определением и рисунком Г. И. Гайла (1929 г.).

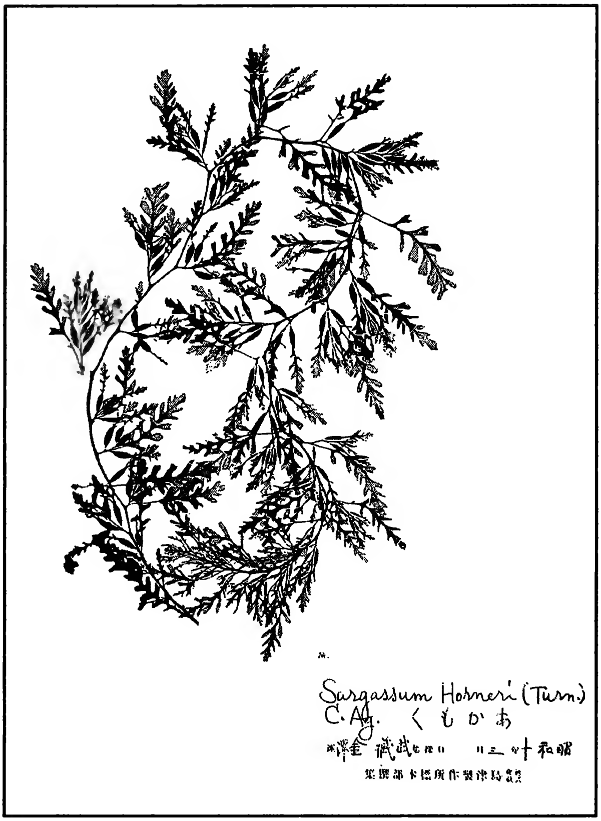


Рис. 3. Образец *Sargassum horneri* из японской коллекции.

Морского музея (рис. 3). Часть гербарных листов обработана и оформлена японским альгологом Simatsu, который является известным мастером гербарного дела. Некоторые гербарные листы имеют этикетки на японском языке. После перевода их на русский язык коллекция будет описана и включена в компьютерную базу данных.

Японская коллекция состоит из 120 гербарных листов, представляющих 70 видов водорослей, смонтированных на листах картона 24 × 32 см и оформленных этикеткой с видовым названием на латинском и японском языках. Отдел зеленые включает 4 семейства и 9 видов из 5 родов; бурые — 10 семейств, 23 вида и 17 родов; красные — 14 семейств, 39 видов из 23 родов. Коллекция дополнена 25 гербарными листами, оформленными японскими иероглифами и экслибрисами.

В настоящее время раздел «Исторические коллекции» составляет малодоступный коллекционный фонд, поскольку историческая ценность образцов, их хрупкость и легкая повреждаемость при работе могут привести к невосполнимой утрате объекта. Применение современных информационных технологий открывает новые возможности для работы с уникальными гербарными коллекциями и другими историческими материалами. В рамках тематического ресурса «Гербарий и коллекции водорослей макрофитов и морских трав дальневосточных морей» создается база данных исторических коллекций. Для описания образцов используется структура записи, учитывающая морфологию, таксономию, распространение, экологию вида. К каждому образцу будет приложена историческая справка о его находке и источнике поступления, а также описание его сохранности. Кроме того, описание будет дополнено фотографией. В создаваемом ресурсе также предусмотрены возможность уточнения определения гербарных образцов и возможность комментария к изображению или описанию. В разрабатываемую информационную систему предполагается включить различные механизмы обратной связи с пользователями, занимающимися научными исследованиями.

Благодарности

Автор выражает свою благодарность М. В. Суховеевой за помощь и консультации в подготовке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гайл Г. И. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестн. ДВ фил. АН СССР. 1936. № 19. С. 31—64.

Зинова Е. С. Водоросли Японского моря. Зеленые // Изв. Тихоокеан. науч.-пром. станции. 1928. Т. 2. С. 1—51.

Зинова Е. С. Водоросли Японского моря. Бурые // Изв. Тихоокеан. науч.-пром. станции. 1929. Т. 3. С. 1—62.

Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря с побережий Большого Шантарского острова // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 81—125.

Зинова Е. С. Водоросли Камчатки // Исследования морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 7—42.

Зинова Е. С. Водоросли Японского моря в районе острова Петрова // Тр. Гидробиол. эксп. Зоол. ин-та АН 1934 г. на Японском море. 1938. Вып. 1. С. 37—80.

Зинова Е. С. Водоросли Японского моря. Красные водоросли (*Rhodophyta*) // Тр. Тихоокеан. ком. 1940а. Т. 5. 614 с.

Зинова Е. С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. ком. 1940б. Т. 5. С. 167—238.

Кардакова Е. А. Водорослевая растительность Командорских островов // Изв. Тихоокеан. науч.-иссл. ин-та рыб. хоз. и океаногр. 1938. Т. 14. С. 77—108.

Funahashi S. Marine algae from Vladivostok and its vicinity // Bull. Japan. Soc. Phycol. 1966. Vol. 14. N 3. P. 127—145.

SUMMARY

The inventory of sea plants herbarium of Pacific Research Fisheries Centre allowed to unite numerous collections presenting the flora of Far Eastern seas and to compile the Catalogue.

The Historical collections number 3278 herbarium sheets of 200 species of algae and sea plants, collected in scientific expeditions from 1925 to 1957, and 145 herbarium sheets from Japanese collections of 1895—1935, containing 70 algal species of Sakhalin, Kuril Islands and Kusu Islands.

Field diaries, manuscripts, maps, labels, the botanists' autographs and other rare materials are kept in the Historical collections section. The gallery of self-portraits has been under collecting. The historical materials are not readily available. A database is being compiled, to make working with unique herbarium collections and other historical materials possible.

ТОМ 92 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2007, № 4

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.9 : 58.08 : 51

© Б. И. Сёмкин

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДЛЯ ОЦЕНКИ ОДНОСТОРОННИХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ, ПРЕДЛОЖЕННЫЕ Б. А. ЮРЦЕВЫМ

B. I. SEMKIN. QUANTITATIVE INDICES FOR ASSESSMENT OF UNILATERAL FLORISTIC RELATIONSHIPS PROPOSED BY B. A. YURTSEV

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
690041 Приморский край, г. Владивосток, ул. Радио, 7
Факс (4232) 31-21-59
E-mail: geogr@tig.dvo.ru
Поступила 05.09.2006

Рассмотрены 4 коэффициента, предложенных Б. А. Юрцевым для оценки односторонних связей разновеликих по числу видов флор. Дается математическое обоснование этим коэффициентам как особым мерам сходства и различия. Приводится обзор по их использованию в сравнительных исследованиях флор и фаун. Установлены свойства этих мер, а для меры различия $D(A,B) = \dfrac{a+b-2c+|a-b|}{a+b+|a-b|}$, где a, b — число видов флор A и B, c — число общих видов для этих флор, доказана выполнимость аксиом расстояния. Предложено называть меру различия $D(A, B)$ расстоянием Юрцева.

Ключевые слова: мера сходства, мера различия, меры включения, коэффициент специфичности, коэффициент неспецифичности.

При сравнении флор по унарным показателям (число видов, родов, семейств и других таксонов, различным соотношениям таксонов — отношение числа родов к числу видов, числа семейств к числу родов, пропорции флоры и др.) необходимо соблюдать принципы сопоставления флор (De Candolle, 1855; Толмачев, 1931, 1974, 1986; Юрцев, 1975, 1982, 1987а, б; Юрцев, Сёмкин, 1980; Камелин, 1973; Шмидт, 1972, 1980, 1987; Малышев, 1972, 1987).

Три наиболее важных принципа сопоставимости флор выдвинуты Декандолем и А. И. Толмачевым (Шмидт, 1987): 1) приблизительное равенство площадей сравниваемых флор; 2) ограниченный размер этих площадей; 3) высокая степень флористической изученности.

Как было отмечено А. И. Толмачевым (1974: 184): «основное условие всякого претендующего на научность сравнения — сравнимость сравниваемого».

Очевидно, что нарушать установленные принципы сравнимости флор для определения унарных показателей неправомочно. Например, если для родового коэффициента Жаккара доказана его зависимость от величины пробной площади (Грейг-Смит, 1967), то использовать этот показатель для сравнения флор, занимающих разные площади, не имеет смысла.

Естественно, что при сравнении флор для целей установления двухсторонних связей между ними с помощью коэффициентов общности, т. е. с использованием бинарных, симметричных показателей, необходимо также соблюдать установленные 3 принципа сопоставления флор.

Оказалось, что указанные принципы сопоставления флор могут быть нарушены при определении односторонних связей между флорами или их частями (Юрцев, 1968). Б. А. Юрцев отчетливо показал, что кроме двухсторонних, симметричных отношений сходства в сравнительной флористике можно использовать и односторонние отношения «целое-часть», которые можно оценивать с помощью коэффициентов специфичности и неспецифичности одной флоры относительно другой (Юрцев, 1968: 94—95).

Появилась возможность сопоставлять фитохории, имеющие существенно разновеликие площади, разновеликие по числу видов растений списки, а иногда и неполные видовые списки. Например, сопоставлять естественные части растительного покрова, как разновеликие по числу видов и площади флоры горных поясов, флоры высокогорий, флоры островов и фитохорий различного ранга (районы, округа, провинции, области и др.).

1. Коэффициенты специфичности и неспецифичности.

Определенные предпосылки для разработки методов анализа отношений включения между биологическими объектами (флорами) можно найти в работе Б. А. Юрцева (1968). Юрцев предложил 4 коэффициента, названных им «коэффициентами неспецифичности одной флоры относительно другой» и «коэффициентами специфичности одной флоры относительно другой».

В ряде работ (Сёмкин, 1973, 1977; Сёмкин, Комарова, 1977, 1980; Комарова, Сёмкин, 1976) указывается, что впервые меры включения были использованы Б. А. Юрцевым в его работе (Юрцев, 1968), при этом меры включения отождествляются с коэффициентами неспецифичности. Рассмотрим подробно введенные Юрцевым коэффициенты и определим их отношение к мерам включения.

В монографии Б. А. Юрцева «Флора Сунтар-Хаята» (Юрцев, 1968) кратко приводятся описания 4 коэффициентов и их формулы. Чтобы корректно дать математическую экспликацию этим коэффициентам, приведем их точные определения в форме ряда высказываний автора:

«Если мы сравниваем конкретную флору с флорой обширного региона (горного хребта, горной страны), двухстороннее количественное сравнение утрачивает всякий смысл и нас интересует степень самостоятельности, специфичности меньшей флоры относительно флоры большего района, а также тесно связанная с ней величина — „степень неспецифичности" меньшей флоры относительно большей; сравнение приобретает односторонний характер. При двухстороннем сравнении анализируются как „плюсы", так и „минусы" обоих списков, при одностороннем — „минусы" видов второй (большей) флоры остаются невыясненными.

Степень неспецифичности, „неоригинальности", одной флоры относительно другой можно выразить через отношение числа видов, общих для обеих флор, к числу видов первой флоры; отношение это показывает, в какой степени набор общих для обеих флор видов исчерпывает состав первой (в данном случае меньшей) флоры; в случае, если первая флора целиком происходит от второй, это отношение составит 1 или 100 %:

$$q_1 = \frac{d}{a},$$

где q_1 — коэффициент неспецифичности первой флоры относительно второй; d — число общих для обеих флор видов; a — число видов первой флоры. Ясно, что при $d = a$ — следует $q_1 = 1$ или 100 %. При $d = 0$ следует $q_1 = 0$.

Если обозначить число видов, свойственных только первой флоре, как $\Delta a = a - d$, то коэффициент специфичности первой флоры относительно второй (K_1) составит

$$K_1 = \frac{\Delta a}{a} = \frac{a-d}{a} = 1 - \frac{d}{a} = 1 - q_1 \text{ или } K_1 = (1 - q_1)100\ \%.$$

Если $d = 0$, $K_1 = 1$ или 100 %; при $d = a$, $K_1 = 0$.

Для вычисления обоих коэффициентов (q_1 и K_1), таким образом, нет необходимости знать полное число видов большей флоры, что представляет значительное удобство. Особое значение данные показатели приобретают в том случае, когда изученная конкретная флора расположена на стыке двух или нескольких провинций, и задача заключается в том, чтобы решить, какой из этих провинций она должна быть подчинена; именно с таким случаем мы встретились на примере флоры Сунтар-Хаята.

По-видимому, заложение географических рядов из конкретных флор с последующим количественным сравнением их может быть использовано для более объективного проведения границ между различными флористическими и ботанико-географическими районами разного ранга.

При двухстороннем сравнении флор с числом видов, равным соответственно a и b, определяется коэффициент общности Жаккара (Jaccard, 1902, 1912): $q = \dfrac{d}{a+b-d}$; знаменатель $(a + b - d)$ измеряет видовое разнообразие обеих флор. При $d = a$ $q = \dfrac{d}{b} = q_2$; при $d = a$ $q = \dfrac{0}{a+b} = 0$.

Для обеих флор могут быть вычислены коэффициенты неспецифичности (q_1 и q_2) и коэффициенты специфичности (K_1 и K_2).

При одностороннем сравнении конкретной флоры с флорами различных, в том числе и удаленных, районов, целесообразно флоры группировать в ряды, соответствующие направлениям флористического обмена.

Помимо сопоставления всего флористического списка, в ряде случаев интересно провести сравнение и по отдельным группам — поясно-зональным, экологическим, таксономическим» (Юрцев, 1968: 94—95).

В приведенном высказывании Б. А. Юрцева дается обоснование необходимости односторонних сравнений флор и различных фракций их видов, вывод и содержательная флористическая интерпретация коэффициентов неспецифичности и специфичности, а также указаны флористические задачи, разрешение которых возможно с помощью этих коэффициентов. Из текста следует, что 4 коэффициента, предложенные Б. А. Юрцевым, предложены впервые и самостоятельно.

На основе приведенных высказываний Б. А. Юрцева дадим современную математическую экспликацию предложенным коэффициентам неспецифичности и специфичности. Для этого необходимо рассмотреть меру сходства 2 произвольных множеств, позволяющую численно оценивать специфичность или неспецифичность по самым различным признакам — флористическим, фаунистическим, фитоценотическим, систематическим и др. В дальнейшем будем использовать в основном теоретико-множественные обозначения (Сёмкин, 1973; Юрцев, Сёмкин, 1980) для записи мер сходства и их обоснования.

2. Мера сходства $K_{0;+\infty}(A, B)$.

Коэффициент неспецифичности (q_1) запишем в обозначениях принятых в геоботанике (Василевич, 1969) и в теоретико-множественных обозначениях следующим образом (Сёмкин, 1987; Комарова, Сёмкин, 1976; Юрцев, Сёмкин, 1980):

$$K_{0;+\infty}(A,B) = \frac{c}{\min(a,b)} = \frac{n(A\cap B)}{\min[n(A),n(B)]} =$$

$$= \max\left[\frac{n(A\cap B)}{n(A)}, \frac{n(A\cap B)}{n(B)}\right] = \frac{2n(A\cap B)}{n(A)+n(B)-|n(A)-n(B)|}.$$

Здесь $K_{0;+\infty}(A, B)$ — мера сходства множества A и B; индексы 0 и $+\infty$ определяют среднее степенное значение двух чисел $\frac{c}{a}$ и $\frac{c}{b}$, где $c = n(A\cap B)$ — число общих элементов множеств A и B; $a = n(A)$ — число элементов в множестве A; $b = n(B)$ — число элементов в множестве B.

Коэффициенты сходства, соответствующие указанной мере сходства, использовались при сравнении фаун и флор (Szymkiewicz, 1926 (цит. по: Urbani, Collingwood, 1976); Szymkiewicz, 1934, 1936 (цит. по: Шмидт, 1980); Simpson, 1943, 1947, 1960; Oltz, 1969; Красилов, 1972), в обзорных работах (Шмидт, 1980; Песенко, 1982; Peters, 1968; Cheetham, Hazel, 1969). Ряд работ с использованием коэффициента сходства Симпсона выполнен в сравнительной флористике (Бубырева, 1993; Хитун, 1998; Баранова, 1998; Крестов, 2005; Крестов и др., 2005). Этот коэффициент сходства также называют индексом Шимкевича-Симпсона (Песенко, 1982).

Показатель родового сходства, преложенный Шимкевич, по высказыванию В. М. Шмидта, представляет собой модификацию коэффициента Жаккара и не имеет никаких преимуществ по сравнению с другими коэффициентами сходства (Шмидт, 1980: 68).

С нашей точки зрения, как будет показано в следующих разделах статьи, индекс Шимкевича не эквивалентен коэффициенту сходства Жаккара и не может быть получен с помощью его модификации.

3. Мера различия $F_{0;+\infty}(A, B)$.

Математической экспликацией коэффициента «специфичности» (K_1) является мера различия $F_{0;+\infty}(A, B)$ двух множеств A и B. Мера различия $F_{0;+\infty}(A, B)$ определяется как дополнение меры сходства $K_{0;+\infty}(A, B)$ до единицы, т. е.:

$$F_{0;+\infty}(A,B) = 1 - K_{0;+\infty}(A,B) = 1 - \frac{c}{\min(a,b)} = 1 - \max\left(\frac{c}{a}, \frac{c}{b}\right) =$$

$$= 1 - \max\left[\frac{n(A\cap B)}{n(A)}, \frac{n(A\cap B)}{n(B)}\right] = \frac{\min[n(A),n(B)] - n(A\cap B)}{\min[n(A),n(B)]} =$$

$$= \min\left[1 - \frac{n(A\cap B)}{n(A)}, 1 - \frac{n(A\cap B)}{n(B)}\right] = \frac{n(A)+n(B)-2n(A\cap B)+|n(A)-n(B)|}{n(A)+n(B)-|n(A)-n(B)|}.$$

Б. А. Юрцев (1968: 126) для сравнения разновеликих по числу видов флор предлагает использовать коэффициенты специфичности.

Мера различия двух множеств $F_{0;+\infty}(A, B)$ коэквивалентна мере, соответствующей ей, сходства $K_{0;+\infty}(A, B)$. В связи с этим можно вполне обоснованно пользоваться любой из этих мер и получать одни и те же результаты.

При использовании порога для меры сходства, например $K_{0;+\infty}(A, B) \geq \delta$, порог для меры различия должен быть пересчитан в соответствии с формулой

$$F_{0;+\infty}(A, B) \leq 1 - \delta.$$

4. Мера сходства $K_{0;-\infty}(A, B)$.

Математическое понятие «мера сходства» множеств A и B — $K_{0;-\infty}(A, B)$ является экспликацией понятий «коэффициент специфичности» q_2:

$$K_{0;-\infty}(A, B) = \frac{c}{\max(a, b)} = \frac{n(A \cap B)}{\max[n(A), n(B)]} =$$

$$= \min\left[\frac{n(A \cap B)}{n(A)}, \frac{n(A \cap B)}{n(B)}\right] = \frac{2n(A \cap B)}{n(A) + n(B) + |n(A) - n(B)|}.$$

Обозначения приведены в разделе 2.

Индекс сходства в записи $\frac{c}{b}$, где $b \geq a$ (Cheetham, Hazel, 1969), назван коэффициентом Браун-Бланке (Сёмкин, Комарова, 1980; Юрцев, Сёмкин, 1980; Песенко, 1982; Сёмкин, 1987).

Поучительна история открытия этого индекса Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928, 1932) привел гипотетический пример расчета коэффициента общности Жаккара, в котором коэффициент общности случайно был определен как отношение числа общих видов к числу видов большей флоры (Braun-Blanquet, 1932: 632). Однако при переиздании книги в 1951 г. Браун-Бланке исправил допущенную оплошность, убрав приводимый им пример расчета коэффициента общности двух флор, и привел вместо него формулу коэффициента общности Сёренсена (Braun-Blanquet, 1951). Впоследствии эта ошибка проникла в книгу по экологии растений (Oosting, 1953) и, несмотря на критику этого коэффициента Л. Кохом (Koch, 1957), вошел в сводки по коэффициентам сходства (Peters, 1968; Cheetham, Hazel, 1969).

Более конструктивен подход Юрцева к введению коэффициента неспецифичности (q_2), равному индексу Браун-Бланке. Юрцев (1968, 1978), взяв коэффициент Жаккара в записи $\frac{c}{a + b - c}$ и положив для частного случая $a = c$, т. е. число видов меньшей флоры, равные числу видов общих для обеих флор, получил

$$q_2 = \frac{c}{b},$$

где b — число видов в большой флоре.

В современных обозначениях (q_2) записывается как

$$K_{0;-\infty}(A, B) = \frac{n(A \cap B)}{\max[n(A), n(B)]}.$$

Однако мера сходства $K_{0;-\infty}(A, B)$ не эквивалентна коэффициенту общности Жаккара и не является его частным случаем.

Действительно, только для одного случая, а именно, когда $A \subseteq B$, из меры сходства Жаккара следует, что

$$K_1(A,B) = \frac{n(A \cap B)}{n(A) + n(B) - n(A \cap B)} = \frac{n(A)}{n(B)}.$$

Если быть последовательным, то, взяв $a = c$ и получив формулу $K_2 = \frac{c}{b}$, необходимо в нее подставить $c = a$ и получим $K_2 = \frac{a}{b}$. Следовательно, мера сходства $K_{0;-\infty}(A, B)$ не является частным случаем меры сходства Жаккара $K_1(A, B)$ и не эквивалентна ей.

5. Мера различия $F_{0;-\infty}(A, B)$.

Математическое понятие «мера различия» $F_{0;-\infty}(A, B)$ является экспликацией понятия коэффициента специфичности K_2:

$$F_{0;-\infty}(A,B) = 1 - \frac{c}{\max(a,b)} = 1 - \min\left[\frac{n(A \cap B)}{n(A)}, \frac{n(A \cap B)}{n(B)}\right] =$$

$$= 1 - \frac{\max[n(A), n(B)] - n(A \cap B)}{\max[n(A), n(B)]} = \max\left[1 - \frac{n(A \cap B)}{n(A)}, 1 - \frac{n(A \cap B)}{n(B)}\right] =$$

$$= \frac{n(A) + n(B) - 2n(A \cap B) + |n(A) - n(B)|}{n(A) + n(B) + |n(A) - n(B)|}.$$

Кроме работы Юрцева (Юрцев, 1968), коэффициент различия $1 - \frac{c}{\max(a,b)}$ приводился в других работах (Savage, 1960; Peters, 1968; Cheetham, Hazel, 1969).

6. Обсуждение результатов.

Предложенные Б. А. Юрцевым 4 коэффициента (2 коэффициента неспецифичности и 2 коэффициента специфичности) одной флоры относительно другой приводились в обзорных работах по индексам сходства и различия. Широко использовался только коэффициент сходства Симпсона, предложенный ранее Шимкевичем.

Как видно, конструктивного определения мер сходства и различия, к которым относятся указанные индексы и коэффициенты, не было дано.

Оказалось, что рассмотренные показатели сходства вошли в семейство мер сходства, выраженных через среднее степенное двух мер включения (Сёмкин, Комарова, 1977; Юрцев, Сёмкин, 1980):

$$K_{\tau;\eta}(A,B) = \left[\frac{K_\tau^\eta(A;B) + K_\tau^\eta(B;A)}{2}\right]^{1/\eta},$$

где

$$K_\tau(A;B) = \frac{n(A \cap B)}{(1+\tau)n(B) - \tau n(A \cap B)},$$

$$K_\tau(B;A) = \frac{n(A \cap B)}{(1+\tau)n(A) - \tau n(A \cap B)}, \quad -1 < \tau < \infty, -\infty < \eta < +\infty.$$

Следует особо отметить некоторые значения параметра η в вышеприведенной формуле. Так, при $\eta < 0$, в случае, если $K_\tau(A; B) = 0$ и $K_\tau(B; A) = 0$, следует считать, что $K_{\tau;\eta}(A, B) = 0$. При $\eta = 0$, $\eta = +\infty$ и $\eta = -\infty$ соответственно используются меры сходства:

$$K_{\tau;0}(A, B) = \sqrt{K_\tau(A; B)K_\tau(B; A)},$$

$$K_{\tau;+\infty}(A, B) = \max[K_\tau(A; B), K_\tau(B; A)],$$

$$K_{\tau;-\infty}(A, B) = \min[K_\tau(A; B), K_\tau(B; A)].$$

Для $\tau = 0$ при $\eta \to -\infty$ и при $\eta \to +\infty$ выводятся две рассматриваемые мной меры сходства $K_{0;-\infty}(A, B)$ и $K_{0;+\infty}(A, B)$. Меры различия $F_{0;-\infty}(A, B)$ и $F_{0;+\infty}(A, B)$ дополняют соответственно меры сходства до 1.

Так как меры сходства $K_{0;-\infty}(A, B)$ и $K_{0;+\infty}(A, B)$ получены предельным переходом при $\eta \to -\infty$ и $\eta \to +\infty$, то необходима проверка аксиом мер сходства для этих мер, так как некоторые свойства мер сходства могут быть утеряны при предельном переходе. В Приложении такая проверка приведена. Оказалось, что функция $K_{0;-\infty}(A, B)$ удовлетворяет всем аксиомам мер сходства. Функция $K_{0;+\infty}(A, B)$ не удовлетворяет только одной аксиоме, что дает возможность назвать ее мерой квазисходства.

Показано, что мера квазиразличия $F_{0;+\infty}(A, B)$ не удовлетворяет неравенству треугольника и не является расстоянием. Мера различия $F_{0;-\infty}(A, B)$ удовлетворяет аксиомам расстояния. Необходимость указанной проверки обусловлена тем, что мера различия $F_{0;-\infty}(A, B)$ не является частным случаем меры различия Жаккара, для которой выполнимость аксиом расстояния проверена (Levandowsky, Winter, 1971).

Меру различия двух множеств $D(A, B) = \dfrac{n(A) + n(B) - 2n(A \cap B) + |n(A) - n(B)|}{n(A) + n(B) - |n(A) - n(B)|}$ назовем расстоянием Юрцева, так как он впервые дал содержательную интерпретацию коэффициенту различия (специфичности) и использовал его в сравнительной флористике.

Расстояние Юрцева является относительной мерой различия, числитель которой есть расстояние Варшамова (Варшамов, 1964; Варшамов, Танненгольц, 1965; Шоломов, 1980): $d_{AB} = n(A) + n(B) - 2n(A \cap B) + |n(A) - n(B)|$, где $n(A) + n(B) - 2n(A \cap B)$ — расстояние Хэмминга.

7. Заключение.

Предложенные Б. А. Юрцевым 4 коэффициента неспецифичности и специфичности в результате строгого математического обоснования (см. Приложение) получили экспликации в виде мер сходства и различия. Доказано, что первый коэффициент неспецифичности (q_1) является мерой квазисходства (Приложение Г), второй коэффициент неспецифичности (q_2) является мерой сходства (Приложение Д), первый коэффициент специфичности (K_1) — мера квазиразличия (Приложение Е), а второй коэффициент специфичности является мерой различия и расстоянием (Приложение Ж), названное нами расстоянием Юрцева.

Меры сходства $K_{0;-\infty}(A, B)$ и $K_{0;+\infty}(A, B)$ входят в семейство мер сходства, полученных с помощью средней степенной от двух мер включения при параметре η, равном $(-\infty)$ и $(+\infty)$. Эти меры сходства не эквивалентны между собой и мерой сходства Жаккара.

Можно поставить точку в спорном вопросе о связи коэффициентов Симпсона, Браун-Бланке, Шимкевича с коэффициентом Жаккара. Оказалось, что эти коэффициенты нельзя получить из коэффициента общности Жаккара.

Меры различия получены как дополнение до 1 мер сходства. Доказано, что мера квазиразличия $F_{0;+\infty}(A, B)$ не есть расстояние, а мера различия $F_{0;+\infty}(A, B)$ — расстояние, названное нами расстоянием Юрцева.

Следует отметить, что Б. А. Юрцев независимо от других исследователей предложил коэффициенты неспецифичности и специфичности, дал им содержательную интерпретацию и применил их для сравнения разновеликих флор. Все 4 коэффициента вошли в теорию мер сходства и различия.

Приложение

А. Мера сходства

Мера сходства множеств A и B удовлетворяет следующим свойствам (аксиомам):

1) $0 \leq K(A, B) \leq 1$ (аксиома ограничения);

2) $K(A, B) = K(B, A)$ (аксиома симметричности);

3) $K(A, B) = 0$ тогда и только тогда, когда $A \cap B = \varnothing$ (аксиома минимального сходства);

4) $K(A, B) = 1$ и только тогда, когда $A = B$ (аксиома максимального сходства).

Б. Мера различия (несходства)

Мера различия множеств A и B определяется как дополнение меры сходства до 1, т. е.

$$F(A, B) = 1 - K(A, B).$$

Свойства меры различия непосредственно следуют из системы аксиом для меры сходства $K(A, B)$. Мера различия удовлетворяет следующим свойствам:

1) $0 \leq F(A, B) \leq 1$;

2) $F(A, B) = F(B, A)$;

3) $F(A, B) = 1$ тогда и только тогда, когда $A \cap B = \varnothing$;

4) $F(A, B) = 0$ тогда и только тогда, когда $A = B$.

В. Расстояние

Расстояние между двумя множествами A и B удовлетворяет следующим аксиомам:

1) $d(A, B) \geq 0$ (неотрицательность);

2) $d(A, B) = 0$ тогда и только тогда, когда $A = B$ (идентичность);

3) $d(A, B) = d(B, A)$ (симметричность);

4) $d(A, B) + d(B, C) \geq d(A, C)$ для любых трех множеств A, B и C (неравенство треугольника).

Г. Мера сходства $K_{0;+\infty}(A, B)$

Мера сходства $K_{0;+\infty}(A, B) = \dfrac{n(A \cap B)}{\min[n(A), n(B)]}$ удовлетворяет первым трем аксиомам меры сходства и только частично четвертой аксиоме. Действительно, если $A = B$, то $K_{0;+\infty}(A, B) = 1$. Обратное утверждение неверно. Так как, если

$K_{0;+\infty}(A, B) = 1$, то может быть $A \subseteq B$ или $B \subseteq A$ или одновременно справедливы эти отношения, т. е. $A = B$.

Действительно, имеем тождество

$$\frac{n(A \cap B)}{\min[n(A), n(B)]} = 1$$

или

$$n(A \cap B) = \min[n(A), n(B)] = \frac{1}{2}n(A) + \frac{1}{2}n(B) - \frac{1}{2}|n(A) - n(B)|. \qquad (\text{Г. } 1)$$

Из Г. 1 последовательно получаем

$$n(A) + n(B) - |n(A) - n(B)| - 2n(A \cap B) = 0;$$

$$[n(A) - n(A \cap B)] + [n(B) - n(A \cap B)] -$$

$$- |[n(A) - n(A \cap B)] - [n(B) - n(A \cap B)]| = 0;$$

$$\min[n(A) - n(A \cap B), n(B) - n(A \cap B)] = 0. \qquad (\text{Г. } 2)$$

Из Г. 2 следуют три варианта:

1) $n(A) - n(A \cap B) = 0$ или $A \subseteq B$;

2) $n(B) - n(A \cap B) = 0$ или $B \subseteq A$;

3) $n(A) - n(A \cap B) = 0$ и $n(B) - n(A \cap B) = 0$ или $A \subseteq B$ и $B \subseteq A$, т. е. $A = B$.

Следовательно, мера сходства $K_{0;+\infty}(A, B)$ не удовлетворяет четвертой аксиоме мер сходства и называется квазимерой сходства.

Д. Мера сходства $K_{0;-\infty}(A, B)$

Мера сходства $K_{0;-\infty}(A, B) = \dfrac{n(A \cap B)}{\max[n(A), n(B)]}$ удовлетворяет всем аксиомам меры сходства.

Действительно, легко проверяются первые три аксиомы. Проверим четвертую аксиому этой меры.

Очевидно, если $A = B$, то $\dfrac{n(A \cap B)}{\max[n(A), n(B)]} = 1$. Справедливо и обратное утверждение.

Пусть $\dfrac{n(A \cap B)}{\max[n(A), n(B)]} = 1$, тогда

$$n(A \cap B) = \max[n(A), n(B)] = \frac{1}{2}n(A) + \frac{1}{2}n(B) + \frac{1}{2}|n(A) - n(B)| = 0. \qquad (\text{Д. } 1)$$

Из Д. 1 последовательно получаем

$$n(A) + n(B) + |n(A) - n(B)| - 2n(A \cap B) = 0,$$

$$[n(A) - n(A \cap B)] + [n(B) - n(A \cap B)] +$$

$$+ |[n(A) - n(A \cap B)] - [n(b) - n(A \cap B)]| = 0,$$

$$\max[n(A) - n(A \cap B), n(B) - n(A \cap B)] = 0. \qquad (\text{Д. } 2)$$

Из Д. 2 следует только один вариант:

$$n(A) - n(A \cap B) = 0 \text{ и } n(B) - n(A \cap B) = 0$$

или одновременно $A \subseteq B$ и $B \subseteq A$, что равносильно равенству $A = B$. Аксиома 4 для меры сходства выполнена.

Е. Мера квазиразличия $F_{0;+\infty}(A, B)$

Мера квазиразличия $F_{0;+\infty}(A, B) = 1 - \dfrac{n(A \cap B)}{\min[n(A), n(B)]}$ не удовлетворяет аксиомам расстояния.

Во-первых, не выполняется аксиома $d(A, B) = 0 \Leftrightarrow A = B$, так как если $d(A, B) = 0$, то может быть три случая:

1) $A \subseteq B$,

2) $B \supseteq A$,

3) $A = B$.

Не выполняется неравенство треугольника, т. е. неравенство $1 - \dfrac{n(A \cap B)}{\min[n(A), n(B)]} + 1 - \dfrac{n(B \cap C)}{\min[n(B), n(C)]} \geq 1 - \dfrac{n(A \cap C)}{\min[n(A), n(C)]}$. Не выполняется, например, для следующих трех множеств:

$$A = (a_1, a_3, a_4, a_5),$$

$$B = (a_2, a_3, a_4),$$

$$C = (a_2, a_3).$$

Ж. Мера различия $F_{0;-\infty}(A, B)$

Мера различия $F_{0;-\infty}(A, B) = 1 - \dfrac{n(A \cap B)}{\max[n(A), n(B)]}$ удовлетворяет аксиомам расстояния.

Три аксиомы расстояния проверяются очевидным образом. Проверим выполнимость неравенства треугольника:

$$1 - \frac{n(A \cap B)}{\min[n(A), n(B)]} + 1 - \frac{n(B \cap C)}{\min[n(B), n(C)]} \geq 1 - \frac{n(A \cap C)}{\min[n(A), n(C)]}.$$

После преобразований получим

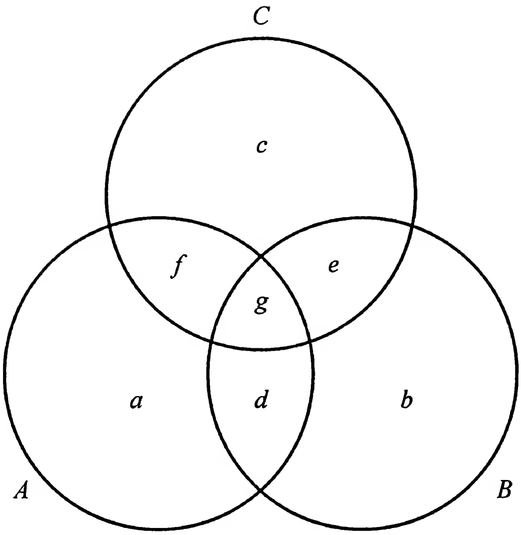
$$1 + \frac{n(A \cap C)}{\max[n(A), n(C)]} \geq \frac{n(A \cap B)}{\max[n(A), n(B)]} + \frac{n(B \cap C)}{\max[n(B), n(C)]}. \qquad \text{(Ж. 1)}$$

Для доказательства неравенства (Ж. 1) нам потребуется следующее неравенство:

$$n(A \cap B) + n(B \cap C) \leq n(A \cap C) + n(B). \qquad \text{(Ж. 2)}$$

Приведем доказательство неравенства (Ж. 2).

Пусть даны три множества A, B, C. Представим их в виде трех пересекающихся кругов Эйлера (см. рисунок).



Круги Эйлера, показывающие разбиение трех множеств A, B, C на пересечениях множества.

Рассмотрим семь непересекающихся множеств, число элементов которых обозначено последовательно a, b, c, d, e, f, g (см. рисунок). Тогда можно записать следующие равенства:

$$n(A \cap B) = d + g;\ n(B \cap C) = \mathrm{e} + \mathrm{g};$$

$$n(B) = b + d + e + g;\ n(A \cap C) = f + g.$$

Подставляя эти выражения в (Ж. 2), получим

$$d + g + g + e \leq f + g + b + d + e + g \text{ или } f + b \geq 0.$$

Следовательно, неравенство (Ж. 2) справедливо для любых множеств A, B и C. Используя неравенство (Ж. 2), легко установить справедливость неравенства (Ж. 1).

Рассмотрим шесть возможных соотношений между численностями трех множеств $n(A)$, $n(B)$, $n(C)$:

1) $n(A) \geq n(B) \geq n(C)$;
2) $n(A) \geq n(C) \geq n(B)$;
3) $n(B) \geq n(A) \geq n(C)$;
4) $n(B) \geq n(C) \geq n(A)$;
5) $n(C) \geq n(A) \geq n(B)$;
6) $n(C) \geq n(B) \geq n(A)$.

Проверим выполнимость неравенства (Ж. 1) для случаев 1 и 6.

1. Если $n(A) \geq n(B) \geq n(C)$, то неравенство (Ж. 1) принимает вид

$$1 + \frac{n(A \cap C)}{n(A)} \geq \frac{n(A \cap B)}{n(A)} + \frac{n(B \cap C)}{n(B)}.$$

Действительно,

$$\frac{n(A \cap B)}{n(A)} + \frac{n(B \cap C)}{n(B)} \le \frac{n(B) + n(A \cap C) - n(B \cap C)}{n(A)} + \frac{n(B \cap C)}{n(B)} =$$

$$= \frac{n(A \cap C)}{n(A)} + \frac{n(B) - n(B \cap C)}{n(A)} + \frac{n(B \cap C)}{n(B)} \le$$

$$\le \frac{n(A \cap C)}{n(A)} + \frac{n(B) - n(B \cap C)}{n(B)} + \frac{n(B \cap C)}{n(B)} = 1 + \frac{n(A \cap C)}{n(A)}.$$

Здесь использовалось неравенство (Ж. 1): $n(A \cap B) \le n(B) + n(A \cap C) - n(B \cap C)$.

6. Если $n(C) \ge n(B) \ge n(A)$, то неравенство (Ж. 1) принимает вид

$$1 + \frac{n(A \cap C)}{n(C)} \ge \frac{n(A \cap B)}{n(B)} + \frac{n(B \cap C)}{n(C)}.$$

Действительно,

$$\frac{n(A \cap B)}{n(B)} + \frac{n(B \cap C)}{n(C)} \le$$

$$\le \frac{n(A \cap B)}{n(B)} + \frac{n(B) + n(A \cap C) - n(A \cap B)}{n(C)} \le$$

$$\le \frac{n(A \cap C)}{n(C)} + \frac{n(A \cap B)}{n(B)} + \frac{n(B) - n(A \cap B)}{n(B)} = 1 + \frac{n(A \cap C)}{n(C)}.$$

Здесь использовалось неравенство $n(B \cap C) \le n(B) + n(A \cap C) - n(A \cap B)$. Аналогично проверяются случаи 2—5. Неравенство треугольника выполняется для меры различия $F_{0;-\infty}(A, B)$. Следовательно, мера различия $F_{0;-\infty}(A, B)$ является расстоянием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г. Анализ остепненных парциальных флор Удмуртии // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Матер. IV Рабоч. совещ. по сравнительной флористике, Березинский биосферный заповедник, 1998. СПб., 1998. С. 225—232.

Бубырева В. А. Сравнение локальных флор тайги и тундры северного макросклона Русской равнины // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Матер. IV Рабоч. совещ. по сравнительной флористике, Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб., 1998. С. 70—86.

Варшамов Р. Р. О некоторых особенностях линейных кодов, корректирующих несимметричные ошибки // ДАН СССР. 1964. Т. 157. № 3. С. 546—548.

Варшамов Р. Р., Тененгольц Г. М. Код, исправляющий одиночные несимметричные ошибки // Автоматика и телемеханика. 1965. Т. 26. № 2. С. 288—292.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 231 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 360 с.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Комарова Т. А., Сёмкин Б. И. Первичные сукцессии тундровых сообществ долины реки Амгуэма // Комаровские чтения. Владивосток, 1976. Вып. 24. С. 36—61.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и методы). Владивосток, 1972. 210 с.

Крестов П. В. Предложения к флористическому районированию северной Азии на основе сравнительного анализа флор на родовом уровне // Комаровские чтения. Владивосток, 2005. Вып. 51. С. 15—56.

Крестов П. В., Баркалов В. Ю., Таран А. А. Ботанико-географическое районирование острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Матер. Междунар. сахалинского проекта). Владивосток, 2004. Ч. 1. С. 67—90.

Малышев Л. И. Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 2. С. 182—197.

Малышев Л. И. Современные подходы к количественному сравнению флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987. С. 142—148.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Сёмкин Б. И. Дескриптивные множества и их приложения // Исследование систем. Т. 1. Анализ сложных систем. Владивосток, 1973. С. 83—94.

Сёмкин Б. И. Анализ структур фитоценотических данных // Автореф. док. дисс., Тарту: Тартуский гос. ун-т, 1977. 49 с.

Сёмкин Б. И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987. С. 149—163.

Сёмкин Б. И., Комарова Т. А. Анализ фитоценотических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины реки Амгуэмы на Чукотке) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 54—63.

Сёмкин Б. И., Комарова Т. А. Методика использования мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1980. 56 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Хитун О. В. Сравнительный анализ локальных и парциальных флор в двух подзонах Западносибирской Арктики (полуострова Гыданский и Тазовский) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Матер. IV Рабоч. совещ. по сравнительной флористике, Березинский биосферный заповедник, 1998. СПб., 1998. С. 173—201.

Шоломов Л. А. Основы теории дискретных логических и вычислительных устройств. М., 1980. 400 с.

Шмидт В. М. О площади конкретной флоры // Вестн. ЛГУ. 1972. № 3. С. 57—66.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Шмидт В. М. О роли А. И. Толмачева в развитии сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987. С. 43—46.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки // Комаровские чтения. 1978. Вып. 26. С. 3—62.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: Содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987а. С. 13—28.

Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1983. Л., 1987б. С. 47—66.

Юрцев Б. А., Сёмкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin, 1928. 330 S.

Braun-Blanquet J. (transl. by G. D. Fuller and H. S. Conrad). Plant sociology: the study of plant communities: McGraw-Hill Book Compane. New York, 1932. 439 p.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie Grundzüge der Vegetationskunde. Wien, 1951. 631 p.

Cheetam A. H., Hazel J. E. Binary (presence-absence) similarity coefficients // J. Paleontology. 1969. Vol. 43. N 5. P. 1130—1136.

De Candolle A. Géographic botaniaue raisonée. Paris; Genéve, 1855. 1365 p.

Koch L. F. Index of biotal dispersity // Ecology. 1957. Vol. 38. N 1. P. 145—148.

Levandowsky M., *Winter D.* Distance between sets. // Nature. 1971. Vol. 234. N 5323. P. 34—35.

Oltz D. F. Numerical analyses of palynological data from Creaceous and Early Tertiary Sediments in east central Montana // Paleonfographica. 1969. Bd 128 B. N 3—6. P. 90—166.

Oosting H. J. The study of plant communities. W. H. Freeman and Co., San Francisco, California, 1953. 143 p.

Peters J. A. A computer program for calculating degree of biogeographical resemblance between areas // Syst. Zoology. 1968. Vol. 17. N 1. P. 64—69.

Savage J. M. Evolution of a peninsular herpetofauna // Syst. Zoology. 1960. Vol. 9. P. 184—212.

Simpson G. G. Mammals and nature of continents // Amer. J. Sci. 1943. Vol. 241. N 1. P. 1—31.

Simpson G. G. Holarctic mammalian faunas and continental relationship during the Cenozoic // Bull. Geol. Sci. America. 1947. Vol. 58. P. 613—688.

Simpson G. G. Notes on the measurement of faunal resemblance // Amer. J. Sci. 1960. Vol. 258A. P. 300—311.

Szymkiewicz D. Une contribution statistique a la géographie floristique // Acta. Soc. Bot. Polon. 1934. T. 11. N 3. P. 249—265.

Urbani C. B., *Collingwood C. A.* A numerical analysis of the distribution of British Formicidae (Hymenoptera, Aculeata) // Vreh. Naturforsch. Ges. Basel. 1976. Bd 85. N 1/2. P. 51—91.

SUMMARY

Four coefficients proposed by A. Yurtsev for assessment of unilateral relationships of floras different in numbers of species are considered. Mathematical substantiation of these coefficients as special measures of resemblance and difference is proposed. The review of their application in comparative studies of floras and faunas is proposed. Qualities of these measures are revealed. As for measures of difference $D(A, B) = \frac{a + b - 2c + |a - b|}{a + b + |a - b|}$ (where a, b) are numbers of plant species A and B and c is number of common species for these floras, the axioms of distance are proved. The measure of difference $D(A, B)$ is proposed to name as Yurtsev distance.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 582.594.2 : 502.75 : (571.151)

© Л. В. Герасимович

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ОХРАНА ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE* В РЕСПУБЛИКЕ АЛТАЙ

L. V. GERASIMOVITSCH. DISTRIBUTION, ECOLOGICAL-PHYTOCOENOTIC PECULIARITIES AND CONSERVATION OF SPECIES OF THE FAMILY *ORCHIDACEAE* IN THE ALTAI REPUBLIC

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (8-383) 330-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su

Поступила 22.02.2005
Окончательный вариант получен 09.11.2006

Впервые изучены распространение и эколого-фитоценотические особенности видов сем. *Orchidaceae* на территории Горного Алтая. Выявлены центры видовой насыщенности и уточнены критерии редкости и уязвимости видов. Полученные данные можно использовать при составлении Красной книги Республики Алтай. Исследование позволяет пополнить сеть особо охраняемых объектов в Республике и качественно улучшить охрану редких видов орхидных.

Ключевые слова: распространение, эколого-фитоценотические особенности, охрана, *Orchidaceae*, Горный Алтай.

Цель работы — изучение распространения орхидных на территории Горного Алтая в связи с вопросами охраны.

На изученной территории произрастает 30 видов сем. *Orchidaceae* из 45 видов известных в Сибири (Флора..., 1987).

Ранее нами (Герасимович, 2003) был опубликован конспект сем. *Orchiadaceae* Республики Алтай с конкретными местонахождениями видов. Распространение видов дано согласно нашим исследованиям в природе и гербарным материалам Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS), Горно-Алтайского государственного университета, а также литературным данным.

На основе опубликованных и полученных нами данных были составлены видовые инвентаризационные карты, анализ которых показал, что орхидные встречаются по всей изучаемой территории кроме сухих степных и пустынно-степных участков, во всех высотных поясах, вплоть до высокогорий (около 2700 м над ур. м.). Значительное число видов орхидных сосредоточено на северо-востоке Республики в районах с повышенной влажностью климата. Число их постепенно сокращается в юго-восточном направлении, где преобладают высокогорные степи и тундры. Концентрация видового разнообразия орхидных на северо-востоке Республики (только в Алтайском государственном заповеднике зарегистрировано 25 видов орхидных) обусловлена преобладанием здесь среднегорного рельефа, серых лесных и бурых неоподзоленных почв, влажностью климата, развитием темнохвойных, сосновых и березовых лесов.

Многие местонахождения были установлены с начала XX в. (Крылов, 1929) и при данном исследовании были подтверждены. Это указывает на благоприятные условия для орхидных в регионе. Открытие новых местонахождений (около 30) указывает на необходимость мониторинговых исследований.

В результате проведенных исследований выявлены центры видовой насыщенности сем. *Orchidaceae* вне границ заповедников. Это: долины рек Мульта, Кураган, Кучерла — по 12 видов; окр. с. Чемал — 11 видов; устье р. Чулышман, окр. оз. Манжерок — по 10 видов; долины рек Пыжа, Уймень, окр. г. Горно-Алтайска — по 9 видов; окр. с. Анос, долина р. Менка — по 8 видов; окр. С. Усть-Муны, долина р. Каспа — по 7 видов; долина р. Марчела, окр. с. Артыбаш, Черный Ануй — по 6 видов; окр. с. Шебалино — по 5 видов окр. с. Санаровка, Турочак, Яйлю, Соузга, Онгудай, Теньга, берег р. Б. Улаган — по 4 вида.

Исследование географического распространения видов сем. *Orchidaceae* показало, что в Горном Алтае преобладают виды, широко встречающиеся в Европе, Азии, Сибири и на Дальнем Востоке (табл. 1).

Среди изученных орхидей 16 видов отнесены к гигрофитам, 14 — к мезофитам. По отношению к кислотности почвы 8 видов являются кальцефилами, 9 — ацидофилами и 10 видов приурочены к нейтральным почвам. Недостаточно информации для отнесения к той или иной группе *Dactylorhiza meyeri*, *D. psychrophila* и *D. umbrosa*.

Многие виды орхидных на протяжении своего ареала встречаются в нескольких типах фитоценозов, реже отмечается узкая приуроченность вида к какому-либо одному типу. По приуроченности к типам фитоценозов орхидные можно распределить на следующие группы видов: лесные, лугово-лесные, луговые, лугово-болотные, лесо-болотные, лесо-лугово-болотные и лесные бриофилы (табл. 1). Последние виды произрастают исключительно на моховой дернине. В республике преобладают лесные (11) и лугово-лесные (7) виды.

Широкая экологическая амплитуда, фитоценотические и биологические особенности создают определенную сложность в организации охраны представителей сем. *Orchidaceae*.

Проблемы сохранения орхидных широко обсуждаются учеными. Это вопросы охраны всех видов семейства в отдельных регионах (Балявичене, 1980; Игнатенко, Амельченко, 1983; Денисова и др., 1987), устойчивости видов и их ценопопуляций к антропогенным нагрузкам (Вахрамеева и др., 1977; Денисова, Вахрамеева, 1980; Елагин, 1980; Дидух, 1983; Вахрамеева, Денисова 1983; Быченко, 1997) значение орхидей в общей системе охраны растительного покрова (Денисова, Белоусова, 1974; Вахрамеева, Денисова, 1980; Теплякова, 1987; Золотухина, Золотухин, 1987).

Первоначальные меры охраны редких растений включают инвентаризацию местонахождений, оценку состояния ценопопуляций в конкретных местообитаниях и изучение их биологии (Семенова, Иванова, 1988).

Разнообразие антропогенных воздействий на территории Республики Алтай, наблюдаемое в наше время, можно подразделить на 3 группы: 1 — воздействие непосредственно на сами растения (выкапывание и сбор на букеты); 2 — на среду обитания (рубка леса, осушение болот и серых лугов); 3 — воздействия, которые одновременно влияют и на сами растения, и на среду их обитания (выпас скота, сенокошение, вытаптывание, палы лугов, пожары).

Следует уделить особое внимание одному из памятников природы — «Озеро Манжерок» с прилегающими к нему территориями (О состоянии..., 2000), где про-

ТАБЛИЦА 1

Тип ареала и фитоценотическая приуроченность видов сем. *Orchidaceae*, произрастающих на территории Республики Алтай

Вид	Тип ареала	Тип фитоценоза
Coeloglossum viride	E-A-NA	Лугово-лесной
Corallorrhiza trifida	E-A-NA	Лесной
Cypripedium calceolus	E-A	»
C. guttatum	E-A-NA	»
C. macranthon	E-A	»
Dactylorhiza baltica	E-S	Лугово-лесной
D. cfruenta	E-S	Лугово-болотный
D. fuchsii	E-S	Лугово-лесной
D. incarnata	E-A	Лугово-болотный
D. meyeri	E-S	Лесо-болотный
D. psychrophila	E-S	Тундрово-болотный
D. salina	A	Луговой
D. umbrosa	A	Лугово-болотный
Epipactis helleborine	E-A	Лесной
E. palustris	E-A	Лесо-лугово-болотный
Epipogium aphyllum	E-A	Лесной, бриофил
Goodyera repens	E-A-NA	»
Gymnadenia conopsea	E-A	Лугово-лесной
Herminium monorchis	E-A	Лугово-болотный
Listera cordata	E-A-NA	Лесной
L. ovata	E-A	»
Malaxis monophyllos	E-A-NA	Лугово-лесной
Neottia camtschatea	S-FE	Лесной, бриофил
N. nidus-avis	E-S	Лесной
N. papilligera	S-FE	»
Neottianthe cucullata	E-A	»
Orchis militaris	E-A	Лугово-лесной
Platanthera bifolia	E-Am-S	»
Spiranthes amoena	EE-S-FE	Лугово-болотный
Tulotis fuscescens	S-FE	Лесной

Примечание. Тип ареала: E-A-NA — голарктический, E-A — европейско-азиатский, A — азиатский, E-S — европейско-сибирский, EE-S-FE — восточно-европейско-сибирско-дальневосточный (в понимании М. Г. Попова, 1927), S-FE — сибирско-дальневосточный, E-Am-S — европейско-малоазиатско-сибирский (Вахрамеева и др., 1994; Татаренко, 1996). Название видов в табл. 1 и 2 дано по С. К. Черепанова (1995).

израстает 10 видов из сем. *Orchidaceae*. Нерациональное использование растительного покрова данного района (вырубка леса, размещение ипподрома, выпас домашних животных, слабый контроль за автотранспортом) может привести к необратимой трансформации растительных сообществ, при этом первыми выпадут из состава фитоценозов представители сем. *Orchidaceae*.

На территории Республики находятся Алтайский и Катунский государственные заповедники, а также 4 заказника (Сумультинский, Шавлинский, Кош-Агачский, Турочакский), особо охраняемые территории — зона покоя «Укок», национальный природный парк «Белуха», более 120 памятников природы, из них 43 — республиканского значения. Площадь особо охраняемых территорий и объектов занимает 22 % территории Республики Алтай (О состоянии..., 1999; О состоянии..., 2000).

ТАБЛИЦА 2

Критерии охраны орхидных республики Алтай

Вид	Государственные заповедники		Категория редкости	Красные книги
	Алтайский	Катунский		
Coeloglossum viride	+	+	4, (3R)	К
Corallorrhiza trifida	+		2, (1E)	К, Ак
Cypripedium calceolus	+		1, (1E)	С, Р, Т, К, Ак, Х, А
C. guttatum	+		4, (2V)	К, Ак, Х
C. macranthon	+		2, (1E)	С, Р, Т, К, А, Х
Dactylorhyza baltica	+		1, (1E)	Р, Т, К, Ак, А, Х
D. cruenta			1, (1E)	
D. fuchsii	+	+	4, (3R)	К, А
D. incarnata	+	+	4, (3R)	К
D. meyeri	+	+	1, (1E)	
D. psychrophila	+		1, (1E)	Х
D. salina			4, (3R)	
D. umbrosa			1, (1E)	
Epipactis helleborine	+		1, (1E)	К, А
E. palustris	+		1, (1E)	К, А, Х
Epipogium aphyllum	+		1, (1E)	С, Р, Т, Ак, А
Goodyera repens	+	+	4, (3R)	
Gymnadenia conopsea	+	+	4, (3R)	
Herminium monorchis	+		3, (3R)	
Listera cordata	+		1, (1E)	К
L. ovata			1, (1E)	Х
Malaxis monophyllos	+		1, (1E)	К, Х
Neottia camtschatea	+		2, (2V)	
N. nidus-avis			1, (1E)	К, Х
N. papilligera	+		1, (1E)	
Neottianthe cucullata	+		2, (2V)	Р, Т, К, Ак, Х, А
Orchis militaris	+		2, (1E)	С, Р, Т, К, Ак, Х, А
Platanthera bifolia	+		2, (1E)	К, Х, А
Spiranthes amoena	+		1, (2V)	К, А
Tulotis fuscescens	+		1, (1E)	Х, А

Примечание. Категории редкости: по численности ценопопуляций и местонахождений виды: 1 — очень редкие, 2 — редкие уязвимые, 3 — рассеянно встречающиеся уязвимые, 4 — рассеянно встречающиеся малоуязвимые. По критериям, принятым в Красной книге Международного союза охраны природы (МСОП) и в Красной книге РСФСР, категории указываются в скобках: (1E) — виды, находящиеся под угрозой исчезновения, (2V) — уязвимые виды, (3R) — редкие виды. Красные книги: СССР — С, РСФСР — Р, Республики Тыва — Т, Кемеровский обл. — К, Алтайского края — Ак, Республики Хакасия — Х, Республики Алтай — А.

В табл. 2 отмечены орхидные, охраняемые на территориях заповедников, и категории редкости видов, дополненные нами критериями численности ценопопуляций и количеством местонахождений. В результате проведенного анализа установлено, что очень редких видов — 16, редких уязвимых — 6, рассеянно встречающихся уязвимых — 1, рассеяно встречающихся малоуязвимых — 7. Согласно критериям, принятым в Красной книге Международного союза охраны природы (МСОП) и в Красной книге РСФСР, их можно разделить на виды, находящиеся под угрозой исчезновения (1E) — 19, уязвимые виды (2V) — 4, редкие виды (3R) — 7.

Таким образом, более 76 % всех орхидей Республики Алтай являются редкими и уязвимыми видами. К этой группе относятся лесные бриофиллы, которые строго приурочены к своим местообитаниям (Мазуренко, Хохряков, 1989), болотные, лугово-болотные и лесоболотные, лесные виды. Малоуязвимые виды — в основном виды с жизненными формами вегетативного однолетника со стеблекорневым тубероидом и вегетативного однолетника со сферическим стеблекорневым тубероидом на длинном столоне (Татаренко, 1996). К малоуязвимым видам относится и ползучекорневищная *Goodyera repens*, как известно, обладающая хорошим вегетативным размножением.

Сокращение численности гигрофильных орхидей, исчезновение лесных орхидей является результатом вырубки леса, что резко меняет экологическую обстановку (падение уровня грунтовых вод и как следствие этого обмеление рек, высыхание болотных массивов, влажных лугов и лесов).

Следует отметить, что в условиях развивающегося туризма и лесозаготовок на территории Республики Алтай необходим мониторинг состояния редких и исчезающих видов растений и животных и строгое соблюдение заповедного режима на охраняемых территориях.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность И. М. Красноборову за советы и замечания в ходе выполнения работы и ценные консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балявичене Ю. Орхидные, включенные в Красную книгу Латвийской ССР // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 1980. С. 31—34.

Быченко Т. М. Устойчивость некоторых видов орхидных южного Прибайкалья к антропогенным факторам среды // Бюл. ГБС. 1997. Вып. 175. С. 80—82.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. и др. Виды евразиатских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 2. Вып. 4. С. 35—43.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Динамика численности ценопопуляций трех видов из семейства орхидных // Вестн. Московского ун-та. Сер. 16. Биология. 1980. № 1. С. 58—63.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Оценка критического состояния популяций редких и исчезающих видов растений // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск, 1983. С. 24—28.

Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Быченко Т. М. Экологические характеристики некоторых видов евразиатских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75—82.

Герасимович Л. В. Семейство *Orchidaceae* в Республике Алтай: Матер. докл. Второй Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2003. С. 18—24.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г., Никитина С. В. Орхидеи СССР и их охрана // Охрана и культивирование орхидей. Тез. докл. III Всесоюз. совещ. М., 1987. С. 10—12.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Влияние антропогенного фактора на произрастание орхидей в Московской области // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 1980. С. 68—69.

Денисова Л. В., Белоусова Л. С. Редкие и исчезающие растения СССР. М., 1974. 151 с.

Дидух Я. П. Некоторые аспекты изучение популяций орхидных в связи с вопросами их охраны // Охрана и культивирование орхидей. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. Киев, 1983. С. 31—33.

Елагин И. Н. Фенология исчезающих видов рода *Cypripedium* // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. М., 1980. С. 23—24.

Золотухина И. Б., Золотухин Н. И. Новые данные об орхидных Алтайского заповедника // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул, 1987. С. 7—8.

Игнатенко Н. А., Амельченко В. П. Орхидные Томской области // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. Киев, 1983. С. 18—20.

Красная книга Алтайского края. Барнаул, 1998. 305 с.

Красная книга Кемеровской области. Кемерово, 2000. 248 с.

Красная книга Республики Алтай. Новосибирск, 1996. 130 с.

Красная книга Республики Тыва. Новосибирск, 1999. 150 с.

Красная книга Республики Хакасия. Новосибирск, 2003. 272 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Крылов П. Н. Сем. *Orchidaceae* // Флора Западной Сибири. Томск, 1929. Вып. 3. С. 627—718.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы — своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64—73.

О состоянии окружающей природной среды Республики Алтай в 1998 году. Горно-Алтайск, 1999.

О состоянии окружающей природной среды Республики Алтай в 1999 году. Горно-Алтайск, 2000.

Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та. 1927. Вып. 15. С. 16—28.

Семенова Г. П., Иванова М. М. Характеристика ценопопуляций редких растений Сибири // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 135—146.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.

Теплякова Т. Е. Семейство Орхидных во флоре Алтайского государственного заповедника // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. М., 1981. С. 92—94.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

Distribution and ecological-phytocoenotic peculiarities of the family *Orchidaceae* species in the Altai Republic here been studied for the first time. Centers of species saturation were identified. Criteria for rarity and vulnerability of the species were proposed. The data obtained may be used when drawing up a Red Data Book of the Altai Republic. The study allows to supplement the network of particularly protected objects in the republic and to improve essentially conservation of *Orchidaceae* rare species.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© С. Е. Дунаева,[1] О. Д. Быков[2]

ПАМЯТИ МИХАИЛА ИВАНОВИЧА ЗЕЛЕНСКОГО (1929—2006)

S. E. DUNAEVA, O. D. BYKOV. IN MEMORIAM: MIKHAIL IVANOVICH ZELENSKY (1929—2006)

[1] Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
190000 С.-Петербург, ул. Б. Морская, 44
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 31.10.2006

30 июня 2006 г. ушел из жизни замечательный человек, доктор биологических наук Михаил Иванович Зеленский.

М. И. Зеленский родился 21 октября 1929 г. в Москве в семье служащих. В том же году его отец был направлен учиться в Ленинград в Электротехническую академию им. С. М. Буденного, куда переехала и вся семья. Мать, Елена Дмитриевна Зеленская, работала лаборантом в той же академии. В 1936 г. семья переезжает в г. Мытищи Московской обл. В 1941 г. М. И. был эвакуирован в с. Масли Курганской обл., где учился в 5-м классе. С 1942 по 1945 г. семья проживает по месту работы отца в г. Новосибирске. Как и все его поколение, М. И. столкнулся с трудностями военных лет. Школьные годы были голодные, после занятий — работа в помощь фронту. В 1945 г. семья переезжает в Москву, а в 1946 г. Ленинград, где М. И. заканчивает 10-й класс школы № 123. В 1947 г. М. И. поступает на химический факультет Ленинградского университета (ЛГУ), который заканчивает в 1952 г., и получает распределение на завод «Электросила», где работает мастером, затем старшим инженером-технологом. В 1958 г. М. И. переходит на работу в Научно-исследовательский химический институт (НИХИ) ЛГУ в качестве лаборанта, а затем младшего научного сотрудника. В 1962 г. М. И. поступает в аспирантуру хими-

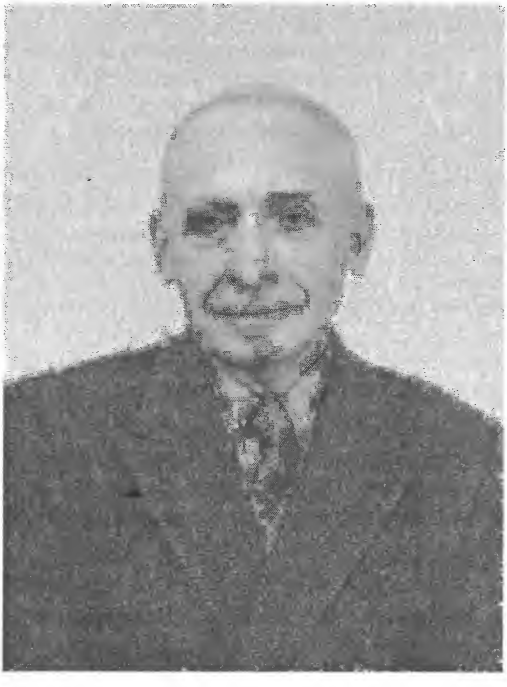


Рис. 1. Михаил Иванович Зеленский.

ческого факультета ЛГУ на кафедру электрохимии, где успешно защищает кандидатскую диссертацию «Исследование кинетики и механизма электроосаждения и анодного растворения палладия в хлоридных и бромидных электролитах» по специальности электрохимия (1969). По окончании аспирантуры в 1965 г. М. И. был приглашен во Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР), где под руководством О. Д. Быкова организовывалась лаборатория фотосинтеза (рис. 2). В этой лаборатории (позднее названной лабораторией фотосинтеза и продуктивности растений) М. И. работает до 1995 г. В первые годы работы лаборатории усилия заведующего и его сотрудников были направлены главным образом на разработку методов комплексного изучения фотосинтеза. По поручению О. Д. Быкова Михаил Иванович, используя свои знания в области химии и особенно электрохимии, успешно проводит большую методическую работу по определению фотохимической активности хлоропластов, на основе которой впоследствии пишет монографию «Полярографическое определение кислорода в исследованиях по фотосинтезу и дыханию» (1986).

Научная работа М. И. Зеленского в лаборатории фотосинтеза ВИР является одним из наиболее крупных и целенаправленных этапов его творческой жизни.

Основная научная деятельность М. И., как и всего коллектива лаборатории, была связана с изучением функциональных характеристик фотосинтетического аппарата рода *Triticum* L. В этот период М. И. выдвигает и экспериментально обосновывает ряд научных положений — о сортовых различиях внутри вида мягкой пшеницы и межвидовых различиях в роде *Triticum* L. по уровню фотосинтетической активности хлоропластов; о связи фотохимической активности хлоропластов со скороспелостью и площадью флагового листа; о теневыносливости фотосинтетического аппарата как самостоятельного признака, имеющего значение для селекции. Разрабатываемое направление работ он защищает в докторской диссертации «Сравнительная характеристика фотосинтетического аппарата у видов и сортов яровой пшеницы» (1990 г.).

На основе многолетнего изучения фотохимической активности хлоропластов М. И. вместе с сотрудниками лаборатории фотосинтеза (Г. А. Могилева, О. В. Сахарова, Т. В. Онуфриенок, К. А. Макашарипова) и отдела генетических ресурсов пшеницы (И. П. Шитова, А. А. Филатенко) показал, что изучение фотосинтетического аппарата на системном уровне изолированных хлоропластов дает адекватную информацию об онтогенетической, межвидовой и сортовой, а также адаптационной изменчивости фотосинтетической способности растений.

Следующий цикл работ М. И. в лаборатории фотосинтеза ВИР связан с изучением эволюционной эколого-географической изменчивости пшеницы. Новые методические подходы, разработанные М. И., позволили получить и обобщить экспериментальные данные о светотребовательности образцов пшеницы из мирового генофонда ВИР (рис. 3).

Полученные результаты по светотребовательности разных видов пшеницы дали возможность М. И. рассматривать в этом же аспекте и экспериментальный материал по фотосинтезу других культурных растений при их распространении из центров происхождения в новые области возделывания. Таким образом, сформировалось представление об эколого-географической эволюции фотосинтетического аппарата.

М. И. Зеленский пользовался заслуженным авторитетом в научном мире. Он бывал в Чехии, Германии, Индии, где работал или докладывал результаты своих исследований.

В 1994—1995 гг. в ВИР по решению администрации института были свернуты многие фундаментальные исследования. Были закрыты все тематики по фитосин-

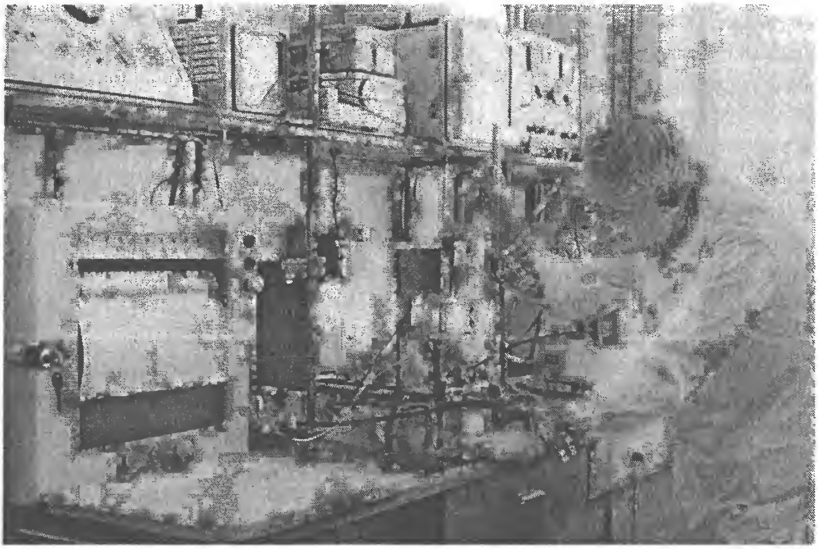


Рис. 2. М. И. Зеленский за получением (вверху) и обработкой (внизу) экспериментальных данных по фотохимической активности хлоропластов в лаборатории фотосинтеза ВИР.

Рис. 3. На опытном поле лабораторий ВИР (г. Пушкин): посев пшеницы для изучения теневыносливости хлоропластов.

тезу. Заведующий лабораторией (один из авторов этих строк) и многие бывшие сотрудники лаборатории фотосинтеза вынуждены были сами устраивать свою дальнейшую судьбу.

Следующий этап научной жизни М. И. Зеленского был вполне закономерным, поскольку он был сильным и принципиальным человеком с активной жизненной позицией. Он писал: «В девяностых годах, как и многим тысячам научных работников СССР, мне пришлось прекратить свою научную работу — исследование фундаментально важных процессов фотосинтеза, составляющих основу жизни на Земле. В начале „перестройки", когда провозглашались лозунги ускорения развития, демократизации, конвергенции, международного научного сотрудничества, можно было ожидать логическим следствием расширение научных исследований. Однако практика показала, что процесс „перестройки и реформ" подвинул научную сферу в сторону деградации. Проблема, затронувшая сотни тысяч людей, принадлежащих к научно-технической интеллигенции, очевидным образом не решалась, была заведена в тупик „специалистами" общественных наук. Оставался единственный выход — искать ответы на, по-видимому, неправильно решавшиеся проблемы социологии с помощью подходов и методологии наук естественных» («Социология. Новый взгляд». СПб., 2005). Последние 10—15 лет М. И. работает в этом направлении на уровне высоких научных критериев. Он читает и осмысливает громадный пласт имеющейся литературы, обобщая прочитанное и формулируя задачу отыскания объективных закономерностей в области социологии, аналогичных тем, которые установлены в других областях науки. Он становится автором ряда социально значимых статей и публикаций, членом общества «Российские ученые социалистической ориентации» (РУСО), сопредседателем Ленинградского комитета ученых (ЛКУ). Успеху в столь различных областях знаний способствовали личные качества М. И. — широкий научный кругозор, неординарное мышление, философский склад ума, способность к обобщению. М. И. не боялся выдвигать новые оригинальные идеи, часто в противовес устоявшимся представлениям, и отстаивать их, несмотря на критику признанных авторитетов. М. И. был демократичен в общении, интеллигентен со своими оппонентами, однако он был борец за справедливость во всем и эту жизненную позицию всегда и везде отстаивал.

Михаил Иванович Зеленский был человеком постоянно и неуклонно пополняющим свой запас знаний, энциклопедично образованным человеком. Он был многосторонне интересным человеком: знал и любил иностранные языки, музыку, искусство. Был очень жизнелюбивым и оптимистичным. В памяти своих друзей и коллег по работе он останется Человеком большой науки и высокого гражданского долга.

Основные публикации М. И. Зеленского

1969. Исследование кинетики и механизма электроосаждения и анодного растворения палладия в хлоридных и бромидных электролитах. Авт. дисс. канд. хим. наук. Л.: Изд-во ЛГУ. 20 с.

Применение полярографического метода определения кислорода в исследованиях фотосинтеза // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Методический сборник. Л.: Изд-во ВИР. С. 85—126.

1971. Сопоставление спектрофотометрического и потенциометрического методов измерения скорости реакции Хилла // Физиол. раст. Т. 18. Вып. 6. С. 1276—1282. (Совместно с И. И. Черняевой).

1972. О связи между изменением содержания ксантофиллов и выделением кислорода при фотосинтезе хлореллы // Докл. АН СССР. Т. 203. № 4. С. 965—968. (Совместно с Д. И. Сапожниковым, Т. Г. Масловой, О. Д. Быковым, В. С. Подинь).

1973. Методика исследования фотофосфорилирования на основе измерений pH // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Вып. 2. Л.: Изд-во ВИР. С. 182—217. (Совместно с О. В. Сахаровой).

О применении реакции Хилла для оценки фотосинтетической деятельности культурных растений // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Вып. 2. Л.: Изд-во ВИР. С. 224—243. (Совместно с Г. А. Могилевой).

1975. Изменение фотохимической активности хлоропластов в онтогенезе пшениц // Бюлл. ВИР. Вып. 56. С. 68—73. (Совместно с Г. А. Могилевой и И. П. Шитовой).

К оценке состояния фотосинтетического аппарата растений по фотохимической активности хлоропластов // Бюл. ВИР. Вып. 56. С. 31—36. (Совместно с Г. А. Могилевой).

Потенциометрическое исследование кинетики реакции Хилла: зависимость от концентрации феррицианида // Физиол. раст. Т. 22. Вып. 3. С. 636—645. (Совместно с Г. А. Могилевой).

1976. Фотохимическая активность хлоропластов пшеницы разного уровня плоидности и происхождения // Науч. докл. высшей школы. Биологические науки. Т. 12. С. 100—108. (Совместно с Г. А. Могилевой, И. П. Шитовой, Ф. З. Фаттаховой).

1978. Торможение выделения кислорода в процессе фотосинтеза при нарушении виолаксантинового цикла // Физиол. раст. Т. 25. Вып. 1. С. 91—96. (Совместно с Т. Г. Масловой, О. Я. Королевой, М. А. Габром, Д. И. Сапожниковым).

Фосфатакцепторный контроль и стехиометрия фосфорилирования в изолированных хлоропластах // Успехи совр. биологии. Т. 85. Вып. 1. С. 33—49. (Совместно с Г. А. Могилевой и О. В. Сахаровой).

Hill Reaction of Chloroplasts from Some Species, Varieties and Cultivars of Wheat // Photosynthetica. Vol. 12. N 4. P. 428—435. (With G. Mogileva, I. Shitova, F. Fattakhova).

1979. Особенности фотосинтетического аппарата *Triticum monococcum* // Бюл. ВИР. Вып. 87. С. 59—64. (Совместно с Г. А. Могилевой и О. В. Сахаровой).

Продолжительность периода всходы—колошение и фотохимическая активность хлоропластов // Сельскохоз. биология. Т. 14. № 2. С. 202—206. (Совместно с Г. А. Могилевой и И. П. Шитовой).

Скороспелость и некоторые физиологические характеристики пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. № 10. С. 3—6. (Совместно с Г. А. Могилевой и О. Д. Быковым).

Сортовое разнообразие яровой пшеницы по фотохимической активности хлоропластов // Бюл. ВИР. Вып. 87. С. 36—40. (Совместно с Г. А. Могилевой и И. П. Шитовой).

1980. Сортовая специфичность реакции фотосинтетического аппарата на пониженные интенсивности света и продуктивность яровой пшеницы // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 67. Вып. 2. С. 48—57. (Совместно с Г. А. Могилевой).

Способ оценки теневыносливости сельскохозяйственных растений // А. с. на изобретение № 791327. от 1.09.1980 г. (Совместно с Г. А. Могилевой и О. Д. Быковым).

1981. Соотношение характеристик роста и развития с изменением содержания хлорофилла, фотохимической активности и динамикой листовой поверхности в онтогенезе пшеницы // Физиол. раст. Т. 28. Вып. 2. С. 307—318. (Совместно с Г. А. Могилевой, Л. В. Романовой, С. Е. Дунаевой, Ф. З. Фаттаховой).

1982. Генотипическое разнообразие и стабильность некоторых фотосинтетических признаков у яровой пшеницы // Сельхоз. биология. Т. 17. № 4. С. 482—487.

Изучение реакции виолаксантинового цикла в связи с выделением кислорода при фотосинтезе хлореллы // Физиол. раст. Т. 29. Вып. 4. С. 697—703. (Совместно с Т. Г. Масловой и Д. И. Сапожниковым).

О возможности селекционного улучшения фотосинтетических признаков сельскохозяйственных растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука. С. 294—310.

Теневыносливость пшеницы различной видовой и экологической принадлежности // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 72. Вып. 2. С. 77—83.

Терминология количественных характеристик при изучении роста, продуктивности и фотосинтеза сельскохозяйственных растений // Методические указания. Л.: Изд-во ВИР. 45 с. (Совместно с О. Д. Быковым).

Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных культур // Сельхоз. биология. Т. 17. № 1. С. 14—27. (Совместно с О. Д. Быковым).

1983. О связи фотохимической активности хлоропластов с процессами роста и развития растений пшеницы // В сб.: Повышение продуктивности и устойчивости зерновых культур. Алма-Ата: Наука. С. 94—97.

1984. Физиологические признаки мягкой яровой пшеницы в связи со скороспелостью // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 84. С. 73—79.

1985. Селекционно-генетический аспект изучения фотосинтетической деятельности культурных растений (1980). На японском языке // Translated by «Green Energy Program». Vol. 60. N 3. P. 34—43.

Формирование продуктивности яровой пшеницы в условиях недостаточной освещенности // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 96. С. 76—81.

1986. Полярографическое определение кислорода в исследованиях по фотосинтезу и дыханию. Л.: Наука. 139 с.

1987. Экологическая и видовая дифференциация пшеницы по уровню фотосинтетической активности // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 100. С. 186—203.

Photosynthetical Activity of Spring Wheat in Light Deficient Conditions // Proc. Indian nation. Sci. Acad. B 53. N 5, 6. P. 401—406.

1988. Изучение светотребовательности яровой пшеницы по фотовосстанавливающей активности хлоропластов проростков // Научн.-техн. Бюл. ВИР. Вып. 177. С. 45—48.

О соотношении между скоростью фотосинтетического газообмена и фотовосстанавливающей активностью хлоропластов яровой пшеницы // Физиол. и биохим. культ. раст. Т. 20. № 5. С. 452—460. (Совместно с О. Д. Быковым и Г. А. Могилевой).

1989. Лабораторная оценка теневыносливости образцов пшеницы на основе измерений фотовосстанавливающей активности хлоропластов проростков // Методические указания. Л.: Изд-во ВИР. 25 с. (Совместно с Т. В. Наумовой).

1990. Сравнительная характеристика фотосинтетического аппарата у видов и сортов яровой пшеницы. Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Душанбе. 45 с.

1991. Светотребовательность фотосинтетического аппарата видов пшеницы // Науч.-техн. Бюл. ВИР. Вып. 216. С. 72—76. (Совместно с А. А. Филатенко, К. А. Макашариповой).

Яровая пшеница. Характеристика сортов по показателям фотосинтеза, роста и развития // Каталог мировой коллекции ВИР. Л.: Изд-во ВИР. Вып. 604. 25 с. (Совместно с Г. А. Могилевой, В. А. Кошкиным, О. В. Сахаровой и др.).

1994. Характеристика светотребовательности фотосинтетического аппарата некоторых видов пшеницы // Докл. Россельхозакадемии. № 1. С. 7—9. (Совместно с А. А. Филатенко).

1995. Фотосинтетические характеристики важнейших сельскохозяйственных культур и перспективы их селекционного использования // Теоретические основы селекции растений. СПб.: Изд-во ВИР. Т. 2. Часть 2. С. 466—551.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 4)

Стр.

LICHENES

Physciella austrosibirica G. Urban. **sp. nov.** 544

PLANTAE VASCULARES

Limniris sanguinea (Hornem.) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris typhifolia (Kitagawa) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris sect. Limniris ser. Chrysographes (Simonet) Rodionenko comb. et stat. nov. 551
Limniris chrysographes (Dykes) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris bulleyana (Dykes) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris clarkei (Baker) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris delavayi (Micheli) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris dykesii (Stapf) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris forrestii (Dykes) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris phragmitetorum (Hand.-Mazz.) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris wilsonii (C. H. Wright) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris sect. Californicae (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. 551
Limniris douglasiana (Herb.) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris bracteata (Wats.) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris chrysophylla (Howell) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris fernaldii (R. C. Foster) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris hartwegii (Baker) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris innominata (Henderson) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris macrosiphon (Torr.) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris munzii (R. C. Foster) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris purdii (Eastw.) Rodionenko comb. nov. 551
Limniris tenax (Dougl.) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris tenuissima (Dykes) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris sect. Laevigatae (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. 552
Limniris laevigata (Fisch.) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris ensata (Thunb.) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris maackii (Maxim.) Rodionenko comb. nov. Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 542 552
Limniris mzchetica (Rodionenko) Rodionenko comb. nov. Rodionenko, 2003. Бот. журн. 88, 5 : 135 552
Limniris versicolor (L.) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris virginica (L.) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris setosa (Pall. ex Link) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris tridentate (Pursh) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris sect. Longipetalae (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. 552
Limniris longipetala (Herb.) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris missouriensis (Nutt.) Rodionenko comb. nov. 552

Limniris sect. Yoniris (Spach) Rodionenko comb. et stat. nov. 552
Limniris sect. Prismaticae (Lawrence) Rodionenko comb. et stat. nov. 552
Limniris prismatica (Pursh) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris subgen. Hexagonae (Diels) Rodionenko comb. et stat nov. 552
Limniris hexagona (Walt.) Rodionenko comb. nov. 552
Limniris fulva (Ker Gawl.) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris brevicaulis (Raf.) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris giganticaerulea (Small) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris nelsonii (Randolph) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris subgen. Ioniris (Spach) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris grijsii (Maxim.) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris henryi (Baker) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris koreana (Nakai) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris odaesanensis (Y. N. Lee) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris uniflora (Pall. ex Link) Rodionenko comb. nov. 553
Limniris sect. Chinenses (Diels) Rodionenko comb. et stat. nov. 553
Limniris minutoaurea (Makino) Rodionenko comb. nov. 553
Phamnus × pissjaukovae O. A. Popova sp. nov. 553

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 4)

Page

COMMUNICATIONS

Selezneva N. V. Comparative analysis of algal flora of reservoirs in the forest-steppe zone of Russian Plain 457
Kuzyakhmetov G. G. The layer distribution of algae in the forest communities of the Cisural forest-steppe 469
Egorova I. N. Dendrophilous algal synusias of Khamar-Daban Range (Cisbaikalia) . . . 477
Plaksina T. I., Scharonova I. V. On the distribution of *Medicago cancellata* (*Fabaceae*) in Transvolga Region 489
Sushentsov O. E. Population structure of *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) species in the Urals 493
Zakharova V. I., Karpov N. S. Recovery of vegetation cover on technogenically disturbed areas in the Upper Indigirka (Eastern Yakutia) 506
Domnina E. A., Shapiro I. A., Bykov O. D. Lichens photosynthesis and respiration changes in the vicinity of Kirovo-Chepetskii chemical factory 515
Ikkonen E. N. Intensity of *Eriophorum vaginatum* (*Cyperaceae*) roots respiration 524

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Vinogradova K. L. The genus *Porphyra* (*Bangiales*, *Rhodophyta*) in the Northern Seas of Russia 532
Urbanavichus G. P. *Physciella austrosibirica* (*Physciaceae*, *Ascomycota*), a new lichen species from Southern Siberia 544
Rodionenko G. I. On the independence of the genus *Limniris* (*Iridaceae*) 547
Popova O. A. *Rhamnus* × *pissjaukovae* (*Rhamnaceae*), a new hybrid species from the Chita Region 554

FLORISTIC RECORDS

Firsov G. A., Byalt V. V., Grishin S. S. Rare plants of the Nizhnekhopersky Natural Park (the Volgograd Region) 558

COLLECTIONS

Shaposhnikova T. V. On the collection of algae kept in the Herbarium of Pacific Research Fisheries Centre (TINRO-Centre) 565

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Semkin B. I. Quantitative indices for assessment of unilateral floristic relationships proposed by B. A. Yurtsev 570

PROTECTION OF PLANT WORLD

Gerasimovitsch L. V. Distribution, ecological-phytocoenotic peculiarities and conservation of species of the family *Orchidaceae* in the Altai Republic 584

OBITUARIES

Dunaeva S. E., Bykov O. D. In memoriam: Mikhail Ivanovich Zelensky (1929—2006) . 590
Index of new plant names 597

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2007. Т. 92. № 4)

Стр.

СООБЩЕНИЯ

Селезнева Н. В. Сравнительный анализ альгофлоры водоемов лесостепной зоны Русской равнины 457
Кузяхметов Г. Г. Ярусное распределение водорослей в лесных сообществах лесостепи Предуралья 469
Егорова И. Н. Дендрофильные альгосинузии Хамар-Дабана (Прибайкалье) 477
Плаксина Т. И., Шаронова И. В. О распространении *Medicago cancellata* (*Fabaceae*) в Заволжье 489
Сушенцов О. Е. Структура популяций видов *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) на Урале 493
Захарова В. И., Карпов Н. С. Восстановление растительного покрова на техногенно-нарушенных территориях в верховьях реки Индигирки (Восточная Якутия) 506
Домнина Е. А., Шапиро И. А., Быков О. Д. Изменение фотосинтеза и дыхания лишайников в районе Кирово-Чепецкого химического комбината 515
Икконен Е. Н. Интенсивность дыхания корней *Eriophorum vaginatum* (*Cyperaceae*) 524

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Виноградова К. Л. Род *Porphyra* (*Bangiales*, *Rhodophyta*) в северных морях России 532
Урбанавичюс Г. П. *Physciella austrosibirica* (*Physciaceae*, *Ascomycota*) — новый вид лишайника из Южной Сибири 544
Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Limniris* (*Iridaceae*) 547
Попова О. А. *Rhamnus* × *pissjaukovae* (*Rhamnaceae*) — новый гибридный вид из Читинской области 554

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Фирсов Г. А., Бялт В. В., Гришин С. С. Редкие растения Нижнехопёрского природного парка (Волгоградская область) 558

КОЛЛЕКЦИИ

Шапошникова Т. В. О коллекции водорослей Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (Тинро-центр) 565

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сёмкин Б. И. Количественные показатели для оценки односторонних флористических связей, предложенные Б. А. Юрцевым 570

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Герасимович Л. В. Распространение, эколого-фитоценотические особенности и охрана видов семейства *Orchidaceae* в Республике Алтай 584

ПОТЕРИ НАУКИ

Дунаева С. Е., Быков О. Д. Памяти Михаила Ивановича Зеленского (1929—2006) 590
Указатель новых названий растений 597

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» во II полугодии 2007 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась в I полугодии 2007 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2007» (т. 1) в отделениях связи, а также по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики академических организаций, перечисленные выше, для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ).

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек академических организаций (БАН, БЕН), могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на II полугодие 2007 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного АРСМИ при предыдущем оформлении подписки.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20.

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
во II полугодии 2007 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________

____

Местонахождение: почтовый индекс ____________ область (край, респ.) ______________________________
город ______________________ ул. ____________________ дом ______ корп. ______________________________
код+тел. ______________________ факс ____________ e-mail ______________________________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								600	
70112	Биологические мембраны	3								800	
27233	Биология внутренних вод	2								650	
71151	Биология моря	3								800	
71150	Биоорганическая химия	6								750	
70054	Биохимия	6								750	
70056	Ботанический журнал	6								650	
70147	Вопросы ихтиологии	3								800	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								800	
70211	Генетика	6								800	
70219	Геохимия	6								650	
70244	Доклады РАН	18								1200	
70284	Журнал аналитической химии	6								750	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								800	
70293	Журнал общей биологии	3								800	
70294	Журнал общей химии	6								800	
70292	Журнал неорганической химии	6								450	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70301	Журнал органической химии	6								800	
70296	Журнал прикладной химии	6								800	
70299	Журнал физической химии	6								800	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								750	
70333	Зоологический журнал	6								650	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								800	
70430	Кинетика и катализ	3								800	
70438	Коллоидный журнал	3								800	
71057	Координационная химия	6								750	
70495	Лесоведение	3								650	
70561	Микология и фитопатология	3								650	
70540	Микробиология	3								800	
70562	Молекулярная биология	3								850	
88744	Нейрохимия	2								800	
70359	Неорганические материалы	6								750	
70617	Нефтехимия	3								750	
70669	Океанология	3								850	
70676	Онтогенез	3								600	
70690	Палеонтологический журнал	3								800	
70743	Паразитология	3								600	
70701	Почвоведение	6								650	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								800	
70773	Радиационная биология. Радиоэкология	3								750	
70777	Радиохимия	3								800	
70786	Растительные ресурсы	2								800	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								750	
70810	Сенсорные системы	2								600	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								750	
71003	Успехи современной биологии	3								600	
71007	Успехи физиологических наук	2								750	
71025	Физиология растений	3								800	
71152	Физиология человека	3								800	
71068	Химическая физика	6								650	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
71051	Химия высоких энергий	3								650	
71052	Химия твердого топлива	3								750	
71063	Цитология	6								600	
71113	Электрохимия	6								750	
71110	Энтомологическое обозрение	2								850	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ______________________________

(*прописью*)

____

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств масовой информации (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

____

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом
в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20
либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
во II полугодии 2007 года

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Технические науки. • Географические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________

____

Местонахождение: почтовый индекс______________ область (край, респ.) ______________
город______________ ул.______________ дом ______ корп. ______________
код+тел.______________ факс ______________ e-mail ______________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								750	
70010	Акустический журнал	3								800	
70237	Алгебра и анализ	3								800	
70030	Астрономический вестник	3								600	
70024	Астрономический журнал	3								800	
70053	Биофизика	3								800	
70134	Водные ресурсы	3								800	
70162	Вулканология и сейсмология	3								650	
70217	Геология рудных месторождений	3								750	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								800	
70215	Геоморфология	2								650	
70228	Геотектоника	3								750	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								750	
70253	Дефектоскопия	6								600	
70239	Дискретная математика	2								500	
70244	Доклады РАН	18								1200	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								500	
70298	Журнал технической физики	6								750	
70303	Журнал эксперименальной и теоретической физики	6								900	
64235	Вестник Южного научного центра РАН	2								200	
70324	Записки Российского минералогического общества	3								750	
70335	Защита металлов	3								650	
70406	Известия РАН. Механика жидкости и газа	3								800	
70408	Известия РАН. Механика твердого тела	3								800	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								800	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								650	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								800	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								800	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								800	
70407	Известия РАН. Энергетика	3								750	
70363	Известия русского географического общества	3								600	
70420	Исследования Земли из космоса	3								800	
70459	Космические исследования	3								750	
70447	Кристаллография	3								850	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								650	
70560	Математические заметки	6								400	
70512	Математический сборник	6								450	
70502	Математическое моделирование	6								550	
70571	Микроэлектроника	3								600	
70670	Оптика и спектроскопия	6								800	
70642	Петрология	3								650	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								600	
70768	Письма в «Журнал технической физики»	12								800 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								800	
70748	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейронные исследования	6								650	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70706	Прикладная математика и механика	3								900	
70556	Проблемы машиностроения и надежности машин	3								600	
70741	Проблемы передачи информации	2								600	
70776	Радиотехника и электроника	6								750	
70797	Расплавы	3								600	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								650	
70982	Теоретическая и математическая физика	6								450	
18968	Труды математического института им. В. А. Стеклова	2								200	
70965	Теория вероятностей и ее применения	2								650	
70967	Теплофизика высоких температур	3								800	
71002	Успехи математических наук	3								600	
70361	Физика Земли	6								750	
71034	Физика и техника полупроводников	6								750	
71059	Физика и химия стекла	3								800	
71033	Физика металлов и металловедение	6								650	
71058	Физика плазмы	6								750	
71023	Физика твердого тела	6								800	
71036	Функциональный анализ и его приложения	2								450	
71140	Ядерная физика	6								800	

ВСЕГО заказано журналов на сумму:

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Заявка индивидуального подписчика
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» во II полугодии 2007 г. с доставкой по почте через Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) ______

Ф.И.О. (полностью) ______
Место работы и должность ______
Полный почтовый адрес ______
телефон ______ e-mail ______
Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______

Индекс	Наименование журналов	На 2007 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплектов	Итого: сумма в рублях
		июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (495) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (495) 334–74–50 и 105-56-84, 105-56-85, или электронный адрес: irab@arsmi.ru.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, ЗАО «АРСМИ», 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 4. 457—600.